DIE SEXUALITÄT VON COPRINUS FIMETARIUS

von

A. J. P. OORT.

(Mit Tafeln IV—VI).

Inhaltsverzeichnis.

		Pag.
Abschnitt I.	Einleitung	86
Abschnitt II.	Versuchsobjekt und Versuchsmethoden	92
§ 1.	Versuchsobjekt	92
§ 2.	Das Auffangen und Aufbewahren der Sporen	94
§ 3.	Die Isolierung der Sporen	95
§ 4.	Der Nährboden	97
§ 5.	Die Versuchstemperatur	99
Abschnitt III.	Die Faktoren A und B	99
§ 1.	Literatur	99
§ 2.	Die Kombinationsgruppen	101
§ 3.	Die Habitusunterschiede der Kombinationsgruppen	101
§ 4.	Die Bestimmung der Myzelien	105
§ 5.	Die auf Habitus untersuchten Myzelien	106
§ 6.	Die Beziehung zwischen dem Habitus und den Faktoren A und B	110
§ 7.	Literaturangaben über Habitusunterschiede	111
§ 8.	Unterschiede in der Neigung zur Fruchtkörperbildung	112
Abschnitt IV.	Die haploiden Fruchtkörper	115
§ 1.	Die Merkmale der haploiden Fruchtkörper	115

Pag.

§ 2. Die Nachkommenschaft der haploiden Fruchtkörper 118
§ 3. Diskussion der Ergebnisse 123
Abschnitt V. Die abnormen Kopulationen..... 125
§ 1. Die Ergebnisse früherer Versuche 125
§ 2. Die Zweisporkulturen 126
§ 3. Deutung der Ergebnisse 132
§ 4. Die Schnallenbildung als Kriterium für das diploide Myzel..... 135
Zusammenfassung 139
Nachschrift 141
Literaturverzeichnis 142

ABSCHNITT I.

Einleitung.

Es ist nicht meine Absicht in dieser Einleitung einen vollständigen historischen Ueberblick über die Sexualität der höheren Pilze (*Hymenomyzeten*) zu geben. Dem sachkundigen Leser wird es leicht sein, selbst die betreffenden Arbeiten nachzuschlagen oder ein zusammenfassendes Werk wie z.B. das bekannte Buch: „Die Sexualität der niederen Pflanzen" von Kniep (1928) zu Rate zu ziehen. Für den nicht sachkundigen Wissenschafter und Laien scheint es mir besser, die wichtigsten Tatsachen so kurz und klar wie möglich darzustellen.

Streuen wir die Sporen eines Fruchtkörpers von *Coprinus fimetarius* auf einen geeigneten Boden aus, so sehen wir, dass sich nach 2 bis 3 Tagen ein Myzel entwickelt. Untersuchen wir dieses Myzel mikroskopisch so finden wir ein reich verzweigtes Hyphengeflecht. Die Hyphen haben gewöhnliche Zellwände, und der Zellinhalt enthält viele zerstreut liegende Kerne (Fig. 1*a*). Untersucht man dasselbe Myzel nach einer Woche, so bekommt man ein ganz anderes Bild. Die Hyphen sehen etwas kräftiger

aus und wachsen mehr geradeaus. Bei den meisten, aber nicht allen Zellwänden sind eigentümliche Auswüchse zu finden wie sie in Fig. 1*b* abgebildet sind, und die man Schnallen nennt. Zytologisch findet man, dass die Kerne je zwei und zwei zusammengehören und sich auch zu zweien teilen. Zwei zueinander gehörende Kerne nennt man Paarkerne und die Teilung dieser Paarkerne konjugierte Teilung (Fig. 1*c*). Bei der Verteilung der Paarkerne über zwei Zellen spielen die Schnallen eine wichtige Rolle. Das vielkernige Myzel, das zuerst enstand nennt man Primär- oder haploides Myzel, das Schnallenmyzel nennt man Sekundär- oder diploides Myzel. Um die zwei Myzelarten auseinander zu halten, braucht man nun nicht immer den zeitraubenden zytologischen Nachweis zu bringen, ob wir mit Paarkernen oder gewöhnlichen Kernen zu tun haben, weil wir nach K n i e p auch aüsserlich sichtbare Kennzeichen haben, ob Paarkernigkeit vorliegt. Die Schnallenbildung geht ja mit der Paarkernigkeit zusammen, und so können wir die Schnallen als ein Kriterium für das diploide Myzel auffassen. Vorläufig lassen wir die

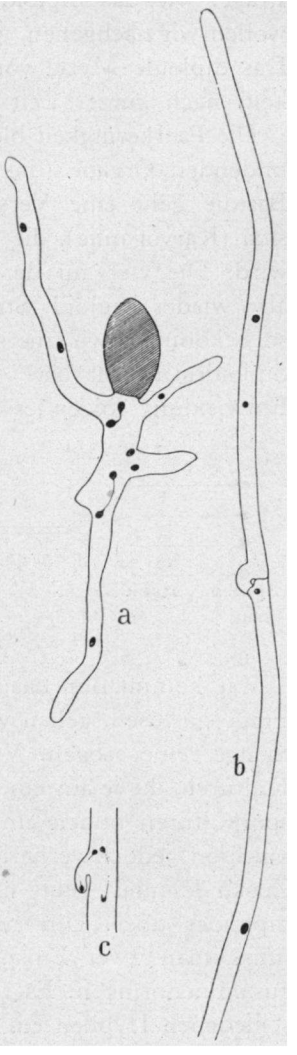
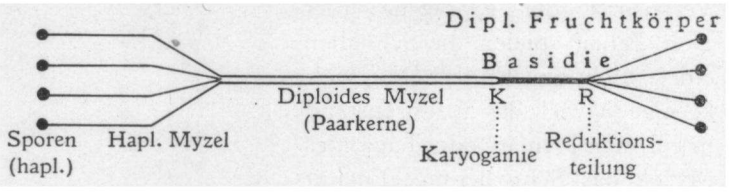


Fig. 1. Coprinus fimetarius (nach Bensaude) a. Gekeimte Spore mit Primär-myzel. b. Diploide Hyphe mit Schnalle. c. Konjugierte Teilung und Entstehung einer Schnalle. Die schwarzen Punkte stellen die Kerne dar.

Frage, wie das diploide Myzel entsteht, noch offen. Erst wollen wir nachgehen, wie die weitere Entwicklung verläuft. Das diploide Myzel von *Coprinus fimetarius* hat die Fähigkeit, nach kurzer Zeit Fruchtkörper zu bilden.

Die Paarkernigkeit bleibt dabei bis in die jungen sporenbildenden Organe (die Basidien) behalten. In der jungen Basidie geht eine Verschmelzung der beiden Kerne vor sich (Karyogamie), die von einer Reduktionsteilung gefolgt wird. Die vier auf der Basidie entstehenden Sporen sind also wieder haploid. Streuen wir diese Sporen wieder aus, so bekommen wir zuerst wieder ein haploides, danach ein diploides Myzel usw. Schematisch kann man die ganze Entwicklung folgenderweise darstellen.



Wie kommt nun das Paarkernmyzel zustande? Um diese Frage zu lösen, gehen wir nicht von einer grossen Sporenmenge, einer sogen. Vielsporkultur, aus, sondern machen Kulturen, die je aus einer Spore entstanden sind. Diese Einsporkulturen bilden ein haploides Myzel wie die Vielsporkulturen, jedoch verharrt dieses Myzel in seinem haploiden Zustande und geht nicht nach einigen Tagen in ein diploides über. Um ein diploides Myzel zu bekommen, muss man zwei Einspormyzelien (nicht zwei beliebige) zusammenbringen. Es tritt dann Kopulation von zwei verschiedenen Hyphen ein. Diese Kopulation hat die Bildung der Paarkerne und so die Entstehung der diploiden Phase zur Folge. Sind zwei Myzelien zur Herstellung des diploiden Myzels notwendig, so spricht man von heterothallischen Arten. Bei gewissen Arten ist kein zweites

Myzel für die Entstehung des Paarkernmyzels notwendig. Man spricht dann von homothallischen Arten. (Aus einer einzigen Spore bekommt man also diploides Myzel und diploide Fruchtkörper).

Bei den heterothallischen Arten kann man zwischen bisexuellen (bipolaren) und quadrisexuellen (tetrapolaren) Arten unterscheiden. Bei den bisexuellen Arten findet man, wie bei den *Mucoraceae*, zwei Geschlechtsgruppen, die hier mit A und a bezeichnet werden und nicht, wie bei den *Mucoraceae* mit + und −. Auch hier bekommt man nur Kopulation (bzw. Schnallenbildung), wenn zwei ungleiche Myzelien zusammentreffen. A × a gibt also Schnallen, A × A oder a × a nicht. Bei den quadrisexuellen Arten ist das Verhältnis etwas verwickelter. Hier können wir vier Geschlechtsgruppen unterscheiden, die mit AB, Ab, aB und ab bezeichnet werden können. Kopulation gibt es allein in den Zweierkombinationen, die keinen gemeinsamen Faktor haben. Also kann AB nur mit ab kopulieren und ein diploides Myzel bilden, Ab nur mit aB.

Coprinus fimetarius ist eine quadrisexuelle Art. Weitere quadrisexuelle Arten sind z.B. *Armillaria mucida, Collybia velutipes, Schizophyllum commune, Coprinus lagopus, picaceus, micaceus, niveus.*

Bisexuell sind z.B. *Coprinus comatus, Friesii, deliquescens, Rostrupianus.*

Homothallisch sind z.B. *Coprinus sterquilinus, stercorarius, Stereum hirsutum.*

Finden wir bei den *Mucoraceae* nur homothallische und heterothallische Arten mit zwei Geschlechtern (+ und −) so ist bei den *Hymenomyzeten* die Spezialisierung also auch zur Bildung quadrisexueller Arten vorgeschritten. Auch in anderer Hinsicht gibt es Unterschiede. Kombinieren wir nämlich die Myzelien einer Rasse I von *Coprinus fimetarius* mit den Myzelien einer zweiten Rasse II eines

anderen Standortes, so sehen wir, dass die Myzelien von I mit allen Myzelien von II kopulieren und diploides Myzel bilden. Da gleiches nicht mit gleichem kopuliert, müssen wir die Annahme machen, dass die Geschlechtsgruppen von II eine andere Faktorenzusammensetzung haben.

Nennen wir die Geschlechtsgruppen von I z.B. AB, Ab, aB und ab, dann können wir die von II z.B. A'B', A'b', a'B' und a'b' nennen. Nun ist die Bedingung erfüllt worden, und es können alle I Myzelien mit den II Myzelien kopulieren. Die Erscheinung, dass alle standortfremden Myzelien gegenseitig völlig fertil sind, ist bei den *Hymenomyzeten* weit verbreitet und ist durch die Annahme einer weitgehenden multiplen Allelomorphie zu erklären. Bei den *Mucoraceae* kommt dieses nicht vor. Kombinieren wir hier die Myzelien zweier Rassen unter sich, so bekommen wir nur Kopulation, wenn ein + Myzel, z.B. der Rasse I, mit einem — der Rasse II zusammenkommt oder umgekehrt. Ein + Myzel von I kopuliert nicht mit einem + von II. Hier also keine Allelomorphie.

Auch die haploiden Myzelien sind in gewissen Fällen befähigt, Fruchtkörper zu bilden. Diese Fruchtkörper sind im allgemeinen schon äusserlich von den normalen diploiden Fruchtkörpern zu unterscheiden und werden als haploide Fruchtkörper bezeichnet. In der jungen Basidie gibt es keine Kernverschmelzung und zufolge dessen unterbleibt die Reduktionsteilung. Die von einem Fruchtkörper gebildeten Sporen gehören normalerweise nur zu einer einzigen Geschlechtsgruppe, während ein diploider Fruchtkörper Sporen vierer Geschlechtsgruppen (bei quadrisexuellen Arten) oder zweier Geschlechtsgruppen (bei bisexuellen Arten) bildet.

So einfach wie ich es hier beschrieben habe, liegen die Verhältnisse nun nicht immer. Es gibt z.B. standortsfremde Rassen, die unter sich nicht völlig fertil sind

(Vandendries, 1927 u.f.; Brunswik, 1924; Kniep, 1928). Es gibt Kopulation in Fällen, wo wir diese nicht erwarten würden, sog. Durchbrechungskopulationen (Brunswik, 1924) oder Modifikationen (Heldmaier, 1929). Es gibt Mutationen der Geschlechtsfaktoren (Kniep, 1923, 1928; Zattler, 1924). Es gibt Arten, die anfangs heterothallisch sind, später aber homothallisch (Vandendries, 1925, I, III; 1927, I), und Arten, von welchen eine Rasse homothallisch ist, eine andere Rasse heterothallisch (Sass, 1929). Auch die Schnallenbildung verhält sich nicht immer, wie ich es geschildert habe. Es gibt z.B. ganz schnallenlose Arten, wo also auch das diploide Myzel ohne Schnallen ist (Kniep, 1918; Hirmer, 1920; Brunswik, 1924) und Arten, die normalerweise Schnallen bilden, aber unter gewissen Bedingungen schnallenlos sind. (Kniep, 1918; Brunswik, 1924). In dieser Einleitung ist es natürlich nicht möglich, weiter auf die Einzelheiten einzugehen. Kniep (1928, S. 425) selbst sagt, nachdem er in 36 Seiten die Sexualität der Hymenomyzeten besprochen hat:

„Die Geschlechtsverhältnisse der *Autobasidiomyceten* zeigen somit ein äusserst abwechslungsreiches Bild. Viele interessante Einzelzüge liessen sich noch erwähnen, sehr vieles bleibt noch der ferneren Forschung vorbehalten, aufzuklären. Ich musste mich hier auf das Wichtigste beschränken".

Es war das ursprüngliche Ziel dieser Untersuchungen, womöglich einiges über die Entstehung der Mutationen und über den Verlauf der Reduktionsteilung aufzufinden. Wie es oft geht, habe ich aber Tatsachen gefunden, die meine Untersuchungen in eine andere Richtung gelenkt haben.

Bei der Untersuchung der 24 ersten Myzelien wurde meine Andacht gezogen durch den Umstand, dass gewisse Kombinationen eine grössere Neigung zur haploiden

Fruchtkörperbildung als andere zeigten. Dieses führte zu dem Auffinden einiger Unterschiede zwischen den Faktoren A und B, die ich im IIIten Abschnitt beschreiben werde. Im IVten Abschnitt folgen dann die Untersuchungen über haploide Fruchtkörper und im Vten einiges über die abnormen Schnallenbildungen.

ABSCHNITT II.

Versuchsobjekt und Versuchsmethoden.

§ 1. *Versuchsobjekt.*

Alle Versuche sind mit einer Rasse von *Coprinus fimetarius* durchgeführt, die von keimenden Rübensamen isoliert wurde. Die Samen mit den Pilzen bekam ich durch die Freundlichkeit von Fräulein Dr. L. C. Doyer aus Wageningen. Diese Rasse wird mit AaBb angedeutet. Nebenbei benutzte ich eine zweite Rasse A'a'B'b' derselben Art, die ich von Pferdemist isolierte, und die mit der ersten Rasse völlig fertil war.

Andere Arten wurden nicht untersucht. [1])

Diese sehr verbreitete Art wird in der Literatur sowohl mit *fimetarius* als mit *lagopus* bezeichnet. Weil die beiden Arten äusserlich nicht so leicht zu unterscheiden sind, und der wichtigste Unterschied zwischen beiden Arten, nämlich die Stielbehaarung nach den Angaben Brunswiks nicht immer zutrifft, dürfen wir Brunswik sehr dankbar sein, dass er Unterschiede mehr physiologischer Art aufgefunden hat. Von diesen möchte ich die wichtigsten hervorheben:

1. *C. fimetarius* ist ein hauptsächlich auf Pferdemist ungemein häufiger und verbreiteter Pilz, während *C. lagopus* eine meist erd- bzw. waldbewohnende Art ist. 2. Einspor-

[1]) Es stellte sich aus orientierenden Versuchen mit *Coprinus plicatilis* heraus, dass diese Art heterothallisch ist.

myzelien von *C. fimetarius* bildeten auf Agar reiches Luftmyzel, solche von *C. lagopus* unter gleichen Bedingungen wenig oder gar keines. 3. *C. fimetarius* bildet auf sterilisiertem Pferdemist überreich Fruchtkörper, *C. lagopus* hingegen keine, selten wenige kümmerliche Fruchtkörper.

Es sind also zwei völlig verschiedene Arten. Es erhebt sich nun die Frage: Hat Brunswik mit Recht die mistbewohnende Art *fimetarius* genannt und die andere *lagopus?* Weil die ursprünglichen Beschreibungen zu unvollständig sind, können diese vernachlässigt werden, und musste ich einen anderen Weg gehen um die Frage zu lösen. Weil *fimetarius* mistbewohnend bezeichnet, liegt es auf der Hand die hauptsächlich auf Mist vorkommende Art *fimetarius* zu nennen und die andere *lagopus.* Die Nomenklatur Brunswiks können wir also beibehalten. Die von mir verwendete Art ist nun sehr wahrscheinlich mit Brunswiks *C. fimetarius* identisch. Sie wächst hauptsächlich auf Pferdemist. Ich isolierte von diesem Substrate verschiedene untereinander und mit der Rasse AaBb völlig fertile Rassen. Nur die Rasse AaBb ist wie gesagt von anderer Herkunft. Die Art bildet reichliches Luftmyzel und rasch üppige Fruchtkörper.

In Kürze wollen wir nun noch über die von Buller (1924) *C. lagopus* genannte Art berichten. *C. fimetarius* wird von ihm aufgehoben, weil dieser Name nach seiner Meinung für zwei verschiedene Arten gebraucht wird, nämlich für *C. lagopus* und *C. macrorhizus. C. lagopus* von Buller ist von Mist isoliert worden und bildet auf diesem Substrate sehr schöne Fruchtkörper. Es ist also wohl anzunehmen, dass *C. lagopus* von Buller mit den von Brunswik und mir benutzten Arten identisch ist. Das gilt wahrscheinlich auch für die Arten, womit Mounce (1921 und 1922), Hanna (1925 und 1928) und Newton (1926, II) im Institute Bullers gearbeitet haben. Noch ein Umstand spricht für die Identität von

C. lagopus sensu Buller und meinem *C. fimetarius*. Buller und Newton (1927) fanden nämlich, dass *C. lagopus* auch auf keimenden Zuckerrübensamen wächst. Soweit ich weiss, ist es die einzige *Coprinus*-Art, die bisher auf Samen gefunden ist.

Wir kommen also zu demselben Schluss, zu welchem auch Brunswik (1924) und Kniep (1928) schon gekommen sind. Es war meines Erachtens aber gut, nochmals hierauf hinzuweisen. Zusammenfassend dürfen wir so sagen, dass sehr wahrscheinlich die von Brunswik, Kniep und mir *fimetarius* genannten Arten untereinander identisch sind und ebenfalls mit den von Buller, Mounce, Hanna und Newton *lagopus* genannten Arten übereinstimmen.

§ 2. *Das Auffangen und Aufbewahren der Sporen.*

Für das Auffangen der Sporen benutzte ich sterile Petrischalen. Der reife Hut wird mit Vaselin am Deckel der Dose befestigt. Auf den Boden der Dose werden ein oder mehrere sterile Deckgläser gelegt. Die Deckgläser sind in Alkohol aufbewahrt und vor dem Gebrauche geflammt worden. Nach ½—1 Stunde sind schon genügend Sporen abgeworfen, und nun können die Deckgläser mit den Sporendepositen herausgenommen werden. Wartet man zu lange damit, so werden die Sporen für eine bequeme Isolierung bald zu dicht gedrängt. Diese Deckgläser werden nun mit den Sporen nach unten auf einem Brettchen mit passenden Leisten in einer gut verschlossenen Schublade aufbewahrt. Die Sporen stauben nicht, und auf diese Weise können viele Sporendepositen von verschiedenen Arten und Rassen nebeneinander auf dem Brettchen aufbewahrt werden, ohne dass man Verunreinigungen zu fürchten hätte. Weil die haploiden Fruchtkörper keine oder nur wenige Sporen ausstreuen und ausserdem viel weniger Sporen bilden, war es nicht möglich die Sporen

dieser Fruchtkörper in oben beschriebener Weise aufzufangen. Deswegen ging ich hierbei in folgender Weise vor:

Mit sterilen Nadeln wurde ein Teil eines haploiden Hutes auf einem sterilen Deckglas zerfetzt und ausgebreitet. Sodann liess ich das Gläschen eintrocknen, nachdem ich die grösseren Teile des Hutes wieder entfernt hatte. Die so bekommenen Sporen wurden auf dieselbe Weise aufbewahrt.

§ 3. *Die Isolierung der Sporen.*

Alle Ein- bzw. Zweisporkulturen wurden mit dem Mikromanipulator von Schouten (1901, 1905) hergestellt. Mit diesem Apparate gelingt die Isolierung der Sporen sehr leicht. Bei einiger Uebung kann man in einer Stunde leicht mehr als zwanzig Sporen isolieren. Wenn

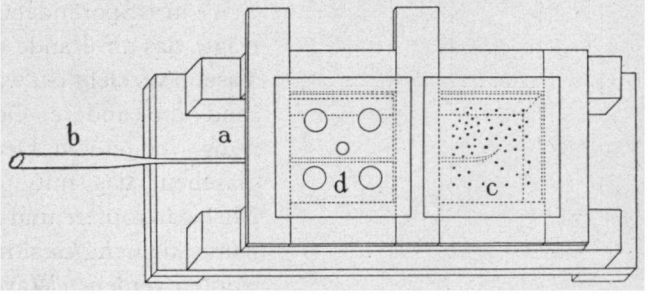


Fig. 2. Die Isolierkammer. Nat. Gr. Erklärung im Text.

der Keimprozentsatz genügend gross ist (über 10 %), lohnt es m. E. nach die Mühe immer, absolut fehlerfreie Einsporkulturen auf diese Weise herzustellen. Auch hat diese Methode vor anderen Methoden den Vorteil, dass man die Keimung der Sporen vom Anfange an kontrollieren kann. Für die Herstellung der Zweisporkulturen und für die Isolierung der 4 Sporen einer Basidie ist ein Mikromanipulator unbedingt notwendig. Die Beschreibung des Apparates findet man in den Publikationen von Schouten

(1901, 1905, 1910 und 1926).[1] Nur einige Einzelheiten seien hier erwähnt. Die Isolierung geht in der Isolierkammer (Fig. 2) vor sich, die mittels eines Kreuztisches auf dem Mikroskop befestigt wird. Bei a ragt die Isoliernadel b, die mit einer sehr feinen, nach oben gerichteten Spitze versehen ist, in die Isolierkammer hinein. Diese Nadel kann mit drie Mikrometerschrauben in drei senkrecht aufeinander stehenden Flächen bewegt werden und wird vor dem Gebrauche so justiert, dass sie sich in der Mitte des Gesichtsfeldes befindet. Oben in der Isolierkammer sind zwei Oeffnungen (c und d), von denen die eine (c) ein Deckgläschen mit einem Sporendeposit trägt, das am Rande mit Vaselin verklebt ist, während die andere Oeffnung von einem Deckgläschen, das mit ± 4 Mistagartropfen und einem kleinen Gelatinetropfen versehen ist, verschlossen wird. Diese Agartropfen und das Gelatinetröpfchen werden vorher mit einer kleinen Platin-öse auf der Unterseite des Gläschens abgesetzt, wofür die Wechselkammer Fig. 3 benutzt wird.

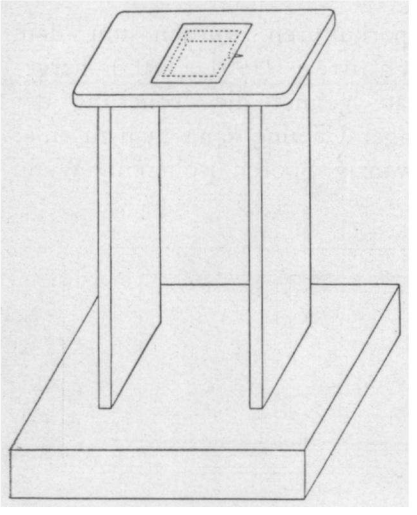


Fig. 3. Die Wechselkammer. (Vergr. × 1/2).

Man arbeitet also völlig an der Unterseite und umgeht so viel wie möglich Verunreinigungen. Die Isolierung der Sporen kann jetzt anfangen. Die Nadel wird in den Gelatinetropfen eingetaucht, so dass eine sehr kleine Menge an der Spitze haften bleibt. Berührt man nun eine einzeln

liegende Spore mit der Nadel, so klebt die Spore an der Gelatine und kann in einen Agartropfen übertragen werden. Nachdem wir auf diese Weise sämtliche Agartropfen mit je einer Spore versehen haben, heben wir das Deckglas von der Isolierkammer ab und legen es auf eine feuchte Kammer, um die Sporen zur Keimung zu bringen. Auch kann man das Deckglas wieder auf die Wechselkammer setzen und die Tropfen mit den Sporen mittels eines kleinen Spatels von unten her von dem Deckglase lösen und direkt in Kulturröhren mit Mistagar bringen. Die Keimung erfolgt sodann in den Kulturröhren. Um das Ueberimpfen der Tropfen zu erleichtern, soll der Agar nicht zu weich sein; deshalb verwendete ich immer 2½—3 %. Die Konzentration der Gelatine soll bei Zimmertemperatur 12—15 % sein; im Sommer, bei höheren Temperaturen, nahm ich 20—25 %, weil sonst die Gelatine zu lange flüssig bleibt oder nicht mehr erstarrt. Für die Isolierung der 4 Sporen einer Basidie eines haploiden Fruchtkörpers ging ich in folgender Weise vor. Ein Teil eines Fruchtkörpers wurde auf den Boden der Isolierkammer hingelegt und die Sporen eine nach der anderen mit invers gestellter Nadel unmittelbar der Basidie entnommen. Die für die Isolierung der 4 Sporen der Basidien der diploiden Fruchtkörper so bequeme Methode von Newton (1926), die sogenannte „cover-glass-contact-method", war bei den haploiden Fruchtkörpern nicht durchzuführen, weil die kurzen und dicken Lamellen ziemlich unregelmässig gebildet werden, und weil die Sporen in relativ sehr geringer Menge entstehen.

§ 4. *Der Nährboden.*

Als Nährboden verwendete ich Pferdemistdekoktagar folgender Zusammenstellung:

Konzentrierter Pferdemistdekokt wurde auf die Hälfte verdünnt. Dazu:

0,25 % Saccharose,
0,25 % Pepton (Witte),
0,1 % $K H_2 PO_4$,
0,1 % $Mg SO_4$,
2½—3 % Agar.

Dieser Nährboden gibt eine sehr gute Sporenkeimung (im Mittel 96 %) und gutes Myzelwachstum. Der Boden ist eine Modifikation des von Kniep und Brunswik (1924) benutzten Bodens. Sie verwendeten 1 Teil Pferdemistdekokt auf 3 Teile Wasser und die doppelte Salzkonzentration. Ursprünglich benutzte ich diesen auch, aber bisweilen kam es vor, dass der so bereitete Boden zu kraftlos wurde, so dass die Kulturen nur wenig Luftmyzel bildeten. Für die Habitusuntersuchung benutzte ich sterilisierten Pferdemist in Petrischalen. Der Mist wurde mit Pinzetten zerkleinert und gleichmässig über den Boden der Dosen ausgebreitet. Mit dem Deckel einer kleineren Petrischale wurde nun der Mist fest angedrückt, sodass ein ziemlich ebener Nährboden gebildet wurde. Gelegentlich kamen auch Röhren mit Mist zur Verwendung, aber der beschränkten Wachstumsmöglichkeiten wegen sind diese für das Studium des Habitus nicht zu empfehlen. Vor der Sterilisation ist den Petrischalen mit Mist 1—2 ccm Wasser hinzu zu fügen. Zu grosse Feuchtigkeit beeinträchtigt die Bildung des Luftmyzels derart, dass nur weniges oder keines gebildet wird. Die zur Prüfung des Habitus zu untersuchenden Myzelien wurden immer so kombiniert, dass Agarstreifen kreuzförmig übereinander gelegt wurden. Um ein gleichmässiges Wachstum der beiden Impfpartner zu bekommen, hat man dabei zu beachten, dass die Enden des oberen Streifens den Nährboden berühren. Die Myzelstreifen sind kräftig wachsenden, also neu übergeimpften (4—10 Tage alten) Kulturen zu entnehmen.

Für die Fruchtkörperkulturen benutzte ich immer Röhrchen mit Mist, denen einige Tropfen Wasser hinzu-

gefügt sind. Durch das allmähliche Eintrocknen der Kulturen konnte ich ihnen nicht länger als bis ± 40 Tage nachgehen. Nach ± 40 Tagen wurde die Fruchtkörperbildung unregelmässiger und hörte allmählich auf.

§ 5. *Die Versuchstemperatur.*

Für die Sporenkeimung und das Myzelwachstum empfahl sich eine Temperatur von ± 23°—25° C. Bei Temperaturen van 30° und höher wachsen die Myzelien noch ziemlich rasch, aber die Bildung des Luftmyzels lässt dann nach.

Die Fruchtkörperkulturen wurden am Tageslicht gehalten. Kleinere Versuchsserien wurden im Thermostaten, der mit einer doppelten Glaswand versehen war, aufgestellt. Die Temperatur des Thermostaten betrug im Mittel 25° und schwankte im Durchschnitt zwischen 23° und 27°. Grössere Serien wurden im Laboratoriumzimmer aufgestellt. Ausser im ersten Versuche wurde die Temperatur mittels eines Thermografen bestimmt. Bei den Versuchen ist die mittlere Versuchstemperatur nebst der mittleren Tagesschwankung angegeben. Die Kulturen wurden soviel wie möglich gegen direktes Sonnenlicht geschützt.

ABSCHNITT III.

Die Faktoren A und B. [1])

§ 1. *Literatur.*

In diesem Abschnitte will ich die Unterschiede zwischen dem A [1]) und dem B [1]) Faktor erörtern. Sekundäre Geschlechtsmerkmale, wie Bauch (1922) sie für *Ustilago violacea* gefunden hat, sind bis jetzt bei den *Hymenomyzeten* unbekannt. Wohl hat man Unterschiede zwischen dem A und B Faktor gefunden; diese werden aber in der Literatur nur nebenbei erwähnt. Brunswik (1924) hat für *Coprinus*

[1]) A und B im weitesten Sinne, also die Allelomorphen a, A', a' usw. und b, B', b' usw. mit einbegriffen.

picaceus gefunden, dass es Kopulation gibt in gewissen Kombinationen, in welchen dem normalen Schema gemäss keine Kopulation auftreten dürfte. Diese abnormen Kopulationen nannte er Durchbrechungskopulationen. Brunswik fand nun, dass ein gewisser Prozentsatz der Kombinationen AB × aB und Ab × ab (die Buchstaben sind der Arbeit Knieps 1928 p. 410 entnommen) Durchbrechungskopulationen zeigen, während die Kombinationen AB × Ab und aB × ab keine Durchbrechungen aufweisen. Diese Unterschiede zwischen den Kombinationsgruppen beruhen offenbar auf einem Unterschied zwischen den Faktoren A und B, sei es vielleicht auch nur ein Unterschied quantitativer Art.

Kniep (1928, S. 416) sagt, dass bei *Schizophyllum commune* der Faktor A im allgemeinen mehr zum Mutieren neigt als der Faktor B.

Bei näherer Betrachtung ist aus einer Tabelle von Vandendries (1927, II, Tab. 7, S. 16) herzuleiten, dass gegenseitige Abstossung zweier Myzelien (Fr. barrage) bei gewissen Kombinationen von *Coprinus micaceus* in viel höherem Masze vorkommt als bei anderen. Nennen wir Myzel 1 AB, 3 Ab, 7 aB und 6 ab, so finden wir, dass die Kombinationen AB × Ab und aB × ab in ziemlich hohem Masze Abstossung zeigen (37 %), während die Kombinationen AB × aB und Ab × ab nur ausnahmsweise Abstossung zeigen (6 %). Auch hier soll dieser Unterschied auf der Differenz der Faktoren A und B beruhen. Weil Abstossung aber bei *Coprinus micaceus* auch sehr unregelmässig auftreten kann (vgl. die folgenden Tabellen von Vandendries), sei dieser Fall hier unter Vorbehalt gegeben. Auch Heldmaier (1929) hat neuerdings einen Unterschied zwischen den beiden Faktoren nachgewiesen. In ihren Versuchen mit *Schizophyllum commune* findet sie 36 anormale Kopulationen bei Kombinationen mit ungleichem A-Faktor gegen 8 bei Komb. mit ungleichem B-Faktor. Bei *Collybia velutipes* ist das Verhältnis resp. 17 gegen 3.

In einer vorläufigen Mitteilung (1929) habe ich schon in Kürze die von mir gefundenen Unterschiede mitgeteilt. Hier sollen diese eingehend beschrieben werden.

§ 2. *Die Kombinationsgruppen.*

Die Myzelien der verschiedenen Geschlechtsgruppen sind einander äusserlich völlig gleich. Die Unterschiede zeigen sich nur in Kombinationen. Dabei stellte es sich heraus, dass alle Kombinationen, welche zwischen den Haplonten einer Rasse möglich sind, in vier Kombinationsgruppen verteilt werden können.

I. Diese Gruppe umfasst die Kombinationen, deren Myzelien zu einer einzigen Geschlechtsgruppe gehören, also AB × AB, Ab × Ab, aB × aB und ab × ab. Diese Kombinationen werden wir fernerhin O-Kombinationen nennen, weil die Komponenten in *keinem Faktor* verschieden sind.

II. Die Komponenten sind im *A-Faktor* verschieden: AB × aB und Ab × ab. Diese Kombinationen werden wir mit A bezeichnen.

III. Die Komponenten sind im *B-Faktor* verschieden: AB × Ab und aB × ab. B-Kombinationen.

IV. Die Komponenten sind in *beiden Faktoren* verschieden: AB × ab und Ab × aB. In diesen Kombinationen gibt es Kopulation und infolgedessen bildet sich diploides Myzel. AB-Kombinationen.

§ 3. *Die Habitusunterschiede der Kombinationsgruppen.*

Uebersichtlichkeitshalber werden die Resultate hier sofort gegeben.

Betrachten wir vorläufig den Habitus der obengenannten Kombinationsgruppen, so sind diese durch die folgenden Merkmale gekennzeichnet:

I. *O-Kombinationen.* Die Myzelien dieser Kombinationen bilden ein gleichmässiges weisses Luftmyzel mit flaumigem

Rand. Der Habitus dieser Kombinationen ist im allgemeinen nicht vom Habitus der haploiden Myzelien zu unterscheiden. Dieses war einigermassen zu erwarten, denn das haploide Myzel dürfen wir auch als eine Kombination betrachten, sei es auch nur eine Kombination von zwei Teilen desselben Myzels, während eine echte O-Kombination aus zwei verschiedenen Myzelien derselben Geschlechtsgruppe besteht. Fernerhin wollen wir diese haploiden Myzelien auch als O-Kombinationen auffassen, zur Unterscheidung aber mit OO bezeichnen.

Wie schon gesagt, haben die haploiden Myzelien (OO-Komb.) der verschiedenen Geschlechtsgruppen dasselbe Aussehen. Das gilt auch für die O-Kombinationen. AB × AB z.B. hat dasselbe Aussehen als Ab × Ab usw.

In sehr wenigen, nicht näher untersuchten Fällen gab es Abstossung zwischen den beiden Impfpartnern. Diese Abstossung ist durch eine undeutliche Rille gekenzeichnet, die jedenfalls so schwach ist, dass die O-Kombination immerhin von den sofort zu besprechenden B-Kombinationen zu unterscheiden ist. In Tafel 2, Fig. 2: h ist der deutlichste Abstossungsfall, den ich in sämtlichen Versuchen mit O-Kombinationen auffand, zu sehen. Man vergleiche die unter gleichen Bedingungen wachsende B-Kombination Tafel 2 fig. 2: a. Tafel 1, g zeigt eine OO-Kombination.

II. *A-Kombinationen.* Die Komponenten dieser Kombinationen bilden wie die O-Kombinationen ein gleichmässiges Luftmyzel. Bei näherer Vergleichung zeigt es sich, dass sie von diesen durch die folgenden Hemmungserscheinungen zu unterscheiden sind:

1. Das Wachstum ist verzögert.

2. Das Luftmyzel wird in geringerem Masze gebildet, sodass das Aussehen grauer ist.

(Tafel 1: a und d, Tafel 2, Fig. 1: a, f und h, Fig. 2: c). Die Hyphen dieser Kombinationen wachsen durcheinander,

so dass ein Mischmyzel entsteht. Die betreffenden Versuche werden später angeführt.

Die Hemmungen sind bald stärker, bald schwächer. Die Unterschiede hinsichtlich der O-Kombinationen sind also bald deutlicher, bald undeutlicher, aber immer festzustellen. Es ist noch unentschieden ob diese Variationen individuell sind oder ob sie durch Differenzen in der Zusammensetzung und Feuchtigkeit des Nährbodens herbeigeführt werden.

III. *B-Kombinationen.* Die Komponenten stossen einander ab, sodass eine scharfe und deutliche Rille zwischen den beiden Partnern gebildet wird. Der kreuzförmigen Impfung zufolge bilden sich die Abstossungsrillen in der Form eines leicht wahrnehmbaren Kreuzes (Tafel 1: c und f, Tafel 2, Fig. 1: c, d und g, Fig. 2: a).

Hinsichtlich des Habitus der einzelnen Sektoren der B-Kombinationen hat es sich gezeigt, dass dieser in jeder Hinsicht dem der O-Kombinationen gleicht, dass es also hier keine Hemmung gibt.

Solange das Wachstum ungestört vor sich gehen kann, bleibt das Abstossungskreuz bestehen, und bildet sich kein Mischmyzel (Siehe S. 109 Tabelle 7). Impft man die Kombinationskulturen in Röhrchen mit Mist, so bildet sich anfangs ein deutliches Kreuz. Durch die beschränkten Wachstumsmöglichkeiten überwachsen aber die beiden Myzelien einander bald. Das Abstossungskreuz verschwindet also, und die Kulturen sind den O-Kombinationen völlig gleich geworden. Für den abweichenden Habitus der Zweisporkulturen, die auch als B-Kombinationen aufzufassen sind, siehe man Abschnitt V.

IV. *AB-Kombinationen.* Die Komponenten der AB-Kombinationen bilden zusammen das diploide Myzel. In Bezug auf das haploide Myzel ist das Wachstum beschleunigt. Die Hyphen wachsen einigermassen strahlenweise aus, sodass die Kultur weniger flaumig aussieht.

(Tafel 1, b und e, Tafel 2, Fig. 1: b und e, Fig. 2: e und g). Da es einige Tage dauert, bis sich das diploide Myzel gebildet hat, ist die Wachstumsbeschleunigung auf den Tafeln weniger gut zu sehen. Nach einiger Übung sind haploide und diploide Myzelien makroskopisch immer richtig zu unterscheiden und zu bestimmen. Eine mikros-

TABELLE 1.

	AB							Ab						aB						ab				
	1	5	9	16	17	18	22	3	6	10	14	19	21	2	8	11	12	23	24	4	7	13	15	20
1		−	−	−	−	−	−	⊖	(+)	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	⊕	+	+	+	+
5	−		−	−	−	−	−		−		−	(+)	−	(+)	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+
9	−	−		−	−	−	−	⊖	−	−	−	−	−	−	−	(+)	−	−	−	+	+	+	+	+
AB 16	−	−	−		−	−	−	⊖	⊖	−	−	−	−	−	−	−	(+)	−	−	+	⊕	+	+	+
17	−	−	−	−		−	−	⊖	⊖	⊖	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+
18	−	−	−	−	−		−	⊖	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+
22	−	−	−	−	−	−		⊖	−	−	−	⊖	⊖	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+
3	⊖		⊖	⊖	⊖	⊖	⊖		−		−	−	−	+	+	+	+	+	+			−	(+)	−
6	(+)	−	−	⊖	⊖	−	−	−		(+)	−	−	−	+	+	+	+	+	+	−	−	(+)	−	−
Ab 10	−		−	−	⊖	−	−		(+)		−	−	−	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−
14	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−		−	−	+	+	+	+	+	+	(+)	−	−	−	−
19	−	(+)	−	−	−	−	⊖	−	−	−	−		−	+	+	+	⊕	⊕	⊕	−	−	−	−	−
21	−	−	−	−	−	−	⊖	−	−	−	−	−		⊕	+	⊕	⊕	⊕	⊕	−	−	−	−	⊖
2	−	(+)	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	⊕		−		−	−	−		⊖	⊖	⊖	⊖
8	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	−		−	−	−	−	−	−	−	⊖	−
aB 11	−	−	(+)	−	−	−	−	+	+	+	+	+	⊕		−		−	−	−	⊖	⊖	⊖	⊖	⊖
12	−	−	−	(+)	−	−	−	+	+	+	+	⊕	⊕	−	−	−		−	−	−	⊖	⊖	−	−
23	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	⊕	⊕	−	−	−	−		−	−	−	−	⊖	⊖
24	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	⊕	⊕	−	−	−	−	−		−	−	−	−	⊖
4	⊕	+	+	+	+	+	+		−	−	(+)	−	−		−	⊖	−	−	−		−	−	−	−
7	+	+	+	⊕	+	+	+		−	−	−	−	−	⊖	−	⊖	⊖	−	−	−		−	−	−
ab 13	+	+	+	+	+	+	+	−	(+)	−	−	−	−	⊖	−	⊖	⊖	−	−	−	−		−	−
15	+	+	+	+	+	+	+	(+)	−	−	−	−	−	⊖	⊖	⊖	−	⊖	−	−	−	−		−
20	+	+	+	+	+	+	+	−	−	−	−	−	⊖	⊖	−	⊖	−	⊖	⊖	−	−	−	−	

Die Kombinationen der Myzelien 1—24. In Röhren mit Mist. Anfang am 7.3.'29. 6 Tage im Dunkeln bei 25°, nachher im Licht bei 10°—16°. Versuchsdauer 32 Tage. + Schnallen, — keine Schnallen, (+) sehr wenige Schnallen an wenigen Hyphen. ⊕ resp. ⊖, diploide resp. haploide Fruchtkörperbildung. ☐ nicht durchgeführte Komb.

kopische Nachprüfung ergab immer starke Schnallenbildung, die in den anderen Kombinationen normalerweise völlig unterblieb.

§ 4. *Die Bestimmung der Myzelien.*

Ich will nun erörtern, bei welchen Myzelien ich diese Habitusunterschiede festgestellt habe. Dafür ist es zunächst notwendig die Tabellen anzuführen, mit deren Hilfe ich die Geschlechtsgruppe der Myzelien festgestellt habe. Ich

TABELLE 2.

		AB	Ab				aB			ab	
		28	25	26	30	34	27	31	33	29	32
AB	28	−	−	⊖	−	−	−	−	−	⊕	⊕
Ab	25	−		−	−	−	⊕	⊕	⊕	−	−
	26	⊖	−		−	−	⊕	⊕	⊕	−	−
	30	−	−	−		⊖	⊕	⊕	⊕	(+)	−
	34	−	−	−	⊖		⊕	⊕	⊕	−	⊖
aB	27	−	⊕	⊕	⊕	⊕		−	−	−	⊖
	31	−	⊕	⊕	⊕	⊕	−		−	−	⊖
	33	−	⊕	⊕	⊕	⊕	−	−		−	⊖
ab	29	⊕	−	−	(+)	−	−	−	−		⊖
	32	⊕	−	−	−	⊖	⊖	⊖	⊖	⊖	

TABELLE 3.

	AB	Ab	aB	ab
	1	6	11	20
AB 28	−	−	−	⊕
Ab 30	−	−	⊕	−
aB 33	−	⊕	−	−
ab 32	⊕	−	−	−

Erklärung wie bei Tab. 2.

Die Kombinationen der Myzelien 25—34. In Röhren mit Mist. Anfang am 14.6.'29. 5 Tage im Dunkeln bei 25°, nachher im Licht bei mittlerer T. von 19,1°. Mittlere Tagesschwankung 4,3°. Versuchsdauer 32 Tage. Zeichenerklärung wie bei Tab. 1.

arbeitete mit der im zweiten Abschnitt erwähnten Rasse AaBb. Tabelle 1 gibt die gegenseitigen Kombinationen der Myzelien 1—24. Als Kriterium für das diploide Myzel verwendete ich die Schnallenbildung. + bedeutet Schnallenbildung, — keine Schnallen. Wie man sieht, liegt ein reines Viererschema vor. Nur in wenigen Fällen bildeten sich an einigen Hyphen wenige Schnallen, während der Rest dieser Kombinationen völlig schnallenlos war. Diese Fälle

sind mit (+) angedeutet worden und sind gewiss (vergl. Abschnitt V) als haploide Myzelien mit Durchbrechungskopulationen im Sinne Brunswiks zu betrachten. Die Kombinationen sind nur einmal durchgeführt, obgleich jede Kombination in den Tabellen zweimal angeführt wird.

Von derselben Rasse wurden später die Myzelien 25—34 in allen möglichen Kombinationen gepaart. Tabelle 2 gibt diese Kombinationen und Tabelle 3 den Zusammenhang zwischen den Myzelien von Tabelle 1 und 2.

Zur Verfügung hatte ich also:

8 Myzelien von der Gruppe AB, nämlich [1], 5, 9, 16, 17, 18, 22 und [28].

10 „ „ „ „ Ab, „ 3, [6], 10, 14, 19, 21, 25, 26, [30] und 34.

9 „ „ „ „ aB, „ 2, 8, [11], 12, 23, 24, 27, 31 und [33].

7 „ „ „ „ ab, „ 4, 7, 13, 15, [20], 29 und [32].

Die umrahmten Myzelien wurden als Testmyzelien verwendet.

§ 5. *Die auf Habitus untersuchten Myzelien.*

Erstens wurden die Myzelien 1, 6, 11 und 20 in den

TABELLE 4.

	AB 1	Ab 6	aB 11	ab 20
AB 1	=	×	:	&
Ab 6	×	=	&	:
aB 11	:	&	=	×
ab 20	&	:	×	=

Kombinationen in Petrischalen mit Mist. Untersuchung auf Habitus 5—6 Tage nach der Impfung. = Normaler haploider Habitus, × Abstossung, : Hemmung, & diploider Habitus.

gegenseitigen Kombinationen untersucht. Tabelle 4 gibt das Resultat. Darin wird der Habitus der O- (oder OO-) Kombinationen mit =, der A-Komb. mit :, der B-Komb. mit × und der AB-Komb. mit & angedeutet.

Weiterhin wurden noch die gegenseitigen Kombinationen der Myzelien 9, 21, 24 und 7 und der Myzelien 28, 30, 33 und 32 untersucht. Ausserdem wurden die Myzelien 1, 6, 11 und 20 mit den Myzelien 28, 30 ,33 und 32 kombiniert und auf Habitus untersucht. Die Resultate stehen in völligem Einklang mit den Resultaten der Myzelien 1, 6, 11, und 20 und können hier also fortgelassen werden. Auch bei den weiteren Versuchen dieses und der folgenden Abschnitte hat es sich ergeben, dass der Habitus einer Kombination konstant ist, dass also das im Anfange dieses Abschnitts Gesagte für alle Myzelien dieser Rasse zutrifft. Wir können deshalb den Habitus als Merkmal, ja selbst als Kriterium zur Bestimmung der Geschlechtsgruppe eines unbekannten Myzels verwenden. Haben wir z.B. ein Myzel p, dass in Kombination mit einem Myzel AB den Habitus × gibt, so wissen wir, dass p der Geschlechtsgruppe Ab angehört. Weiter wird es klar sein, dass wir nicht mehr so frei bei der Wahl der Buchstaben für die Geschlechtsgruppen sind. Konnte man bisher zwei mit einander keine Schnallen bildenden Gruppen willkürlich z.B. AB und Ab nennen, so darf man jetzt nur noch eine Geschlechtsgruppe willkürlich z.B. AB nennen. Die drie anderen Gruppen sind dann durch den Habitus in Kombination mit AB bestimmt.

In später zu veröffentlichenden Versuchen habe ich den Habitus zur Bestimmung der Geschlechtsgruppe benutzt. Von einem Fruchtkörper isolierte ich die Sporen von 151 Basidien. Haben wir Basidientypus AB, AB, ab und ab oder Ab, Ab, aB und aB, so dürfen wir von den 6 gegenseitigen Kombinationen der 4 Sporen 4 Kombinationen mit &(+), 2 mit =(−) erwarten. Haben wir den Typus

AB, Ab, aB und ab, so können wir zwei Kombinationen mit &(+), 2 mit ×(−) und 2 mit :(−) erwarten. Andere Basidientypen gibt es nicht (K n i e p 1928 und 1929). Ich konnte also keine andere Zusammensetzung der 6 Kombinationen erwarten. Tatsächlich bekam ich nur Basidien vom ersten Typus mit 4 Kombinationen & und 2 = (77 Basidien) und Basidien vom zweiten Typus mit 2 Komb.&, 2 × und 2 : (74 Basidien). (Vgl. Tafel 2).

Nachdem ich die Rasse AaBb von *Coprinus fimetarius* untersucht hatte, machte ich noch einige orientierenden Versuche mit einer zweiten Rasse A′a′B′b′. Ich untersuchte nur 5 Myzelien in sämtlichen Kombinationen. Zufälligerweise waren die 4 Geschlechtsgruppen dabei. Tabelle 5 gibt die Kombinationen auf Schnallen untersucht, Tabelle 6 dieselben Kombinationen auf Habitus untersucht. Wählen wir für Myzel 1 die Buchstaben A′B′ so sind 2 und 4 mit A′b′, 5 mit a′B′ und 3 mit a′b′ zu bezeichnen.

TABELLE 5.

	A′B′ 1	A′b′ 2 4	a′B′ 5	a′b′ 3
A′B′ 1	−	− −	−	+
A′b′ 2	−	− −	+	−
A′b′ 4	−	− −	+	−
a′B′ 5	−	+ +	−	−
a′b′ 3	+	− −	−	−

Kombinationen in Petrischalen mit Mist.Untersuchung auf Schnallen. + Schnallen, — keine Schnallen.

TABELLE 6.

	A′B′ 1	A′b′ 2 4	a′B′ 5	a′b′ 3
A′B′ 1	=	× ×	:	&
A′b′ 2	×	= =	&	:
A′b′ 4	×	= =	&	:
a′B′ 5	:	& &	=	×
a′b′ 3	&	: :	×	=

Dieselben Kombinationen aus Tabelle 5, auf Habitus untersucht. = Normaler haploider Hab., × Abstossung, : Hemmung, & diploider Habitus.

Ich habe schon gesagt, dass die A-Kombinationen ein Mischmyzel bilden, die B-Kombinationen nicht. Der

TABELLE 7.

	Prüfung auf Schnallen				Prüfung auf Habitus				Art des untersuchten Myzels	
	×1 (AB)	×6 (Ab)	×11 (aB)	×20 (ab)	×1 (AB)	×6 (Ab)	×11 (aB)	×20 (ab)		
1 aus A-Komb. a (1×11)	—	+	—	+	=	&	:,=	&	1 und 11 (AB und aB)	Mischmyzel
2 „ „ „ „ (1×11)	—	+		+	:,=	&		&	1 „ 11 (AB „ aB)	
1 „ „ „ d (6×20)	+	—	+	—	&	=	&	=	6 „ 20 (Ab „ ab)	
2 „ „ „ „ (6×20)	+	—	+	—	&	=	&	=	6 „ 20 (Ab „ ab)	
1 aus B-Komb. c (11×20)	—	+		—	:	&		×	11 (aB)	
2 „ „ „ „ (11×20)	+	—	—	—	&	:	×	=	20 (ab)	Kein Mischmyzel
1 „ „ „ f (1×6)	—	—	—	+	=	×	:	&	1 (AB)	
2 „ „ „ „ (1×6)	—	—	+	—	×	=	&	:	6 (Ab)	

Kombination in Röhren mit Mist. Untersucht auf Schnallen und Habitus. Wegen der Kultur in Röhren, ist der Habitus ziemlich schwer festzustellen, und sind daher einige Kombinationen undeutlich. Weitere Erklärung im Text.

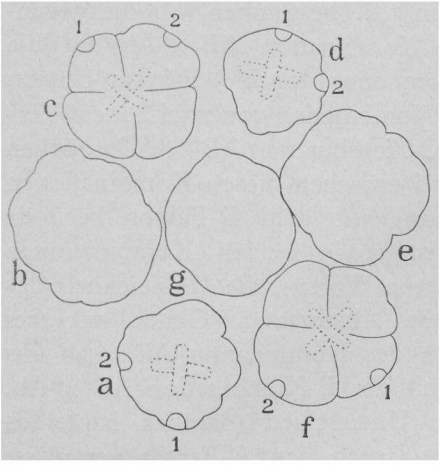


Fig. 4 Umrisszeichnung der in Tafel 1 abgebildeten Kombinationen. Die Myzelstreifen sind mit ..... angegeben worden. Weitere Erklärung im Text.

folgende Versuch wird dieses beweisen. Von den in Fig. 4 (= Tafel 1) abgebildeten A- und B-Kombinationen der Myzelien 1, 6, 11, und 20 machte ich in folgender Weise Überimpfungen: Winzige Myzelstückchen (a1, a2, c1. usw.) des Kulturrandes, gerade in der Verlängerung der ursprünglichen Myzelstreifen, wurden auf Agar geimpft und später mit den Testmy-

zelien 1, 6, 11, und 20 auf ihr Verhalten geprüft. Tabelle 7 gibt die Resultate an.

Ursprünglich hatte ich die Absicht noch andere quadrisexuelle *Hymenomyzeten* zu untersuchen. Es fehlte mir aber die Zeit dazu. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch andere Arten dieselben Reaktionen zeigen werden. Eine teilweise Uebereinstimmung mit den gefundenen Resultaten zeigt *C. micaceus.* (vgl. § 1 dieses Abschnittes).

§ 6. *Die Beziehung zwischen dem Habitus und den Faktoren A und B.*

Bis jetzt habe ich über Habitusunterschiede gesprochen, ohne die Faktoren dabei zu beziehen. Ich habe mir die Frage gestellt, ob es möglich sei, die Hemmungserscheinungen (oder die Abstossung) einem bestimmten Faktor zuzuschreiben. Weil die Unterschiede nur in Kombinationen vorkommen, ist diese Frage nicht so leicht zu beantworten. Wollen wir z.B. bestimmen, ob die gegenseitige Abstossung der Kombination AB × Ab auf die Wirkung des A [1])-Faktors oder des B [1])-Faktors beruht, so betrachten wir diese Kombination von zwei Seiten. Vergleichen wir sie mit der O-Kombination AB × AB, so sehen wir, dass der Unterschied zwischen diesen Kombinationen (nämlich die Abstossung) auf dem B-Faktor beruhen muss. Der A-Faktor ist ja in beiden Kombinationen derselbe (AA). Mit anderen Worten, die Ungleichheit des B-Faktors veranlasst die Abstossung. Gehen wir bei unserer Betrachtung von der Kombination AB × ab aus und vergleichen diese mit der B-Kombination AB × Ab, so sehen wir, dass der Unterschied (nämlich haploides Myzel und Abstossung) durch den A-Faktor veranlasst wird. In diesem Falle ist der B-Faktor in beiden Kom-

[1]) A und B im weitesten Sinne, die Allelomorphen a, A', a' usw. und b usw. mit einbegriffen.

binationen derselbe (Bb). Hier würde es also die Gleichheit des A-Faktors sein, die zur Abstossung Veranlassung gibt. Die Abstossung wäre also zu erklären sowohl durch Ungleichheit des B-Faktors, wie durch Gleichheit des A-Faktors. Die obengestellte Frage ist also nicht ohne weiteres zu beantworten. Es scheint mir aber, dass die erste Vorstellungsweise wahrscheinlicher ist. Ungleichheit des B-Faktors gibt dann Veranlassung zur Abstossung, Ungleichheit des A-Faktors zur Hemmung. Hinsichtlich dieser Ansicht habe ich die diesbezüglichen Kombinationen B- bzw. A-Kombinationen genannt.

§ 7. *Die Literaturangaben über Habitusunterschiede.*

Mit der Besprechung der folgenden Tatsachen habe ich warten müssen, bis ich die von mir gefundenen Habitusunterschiede aufgeführt hatte. Jetzt sind diese besser verständlich geworden und ich lasse sie hier folgen.

Abstossung ist bei den quadrisexuellen Arten von Vandendries (1927, II) bei *Coprinus micaceus* beobachtet worden, jedoch wurde der Zusammenhang mit den Kombinationgruppen nicht ermittelt (Vgl. § 1). Brunswik (1924) hatte bei *Coprinus fimetarius* auch schon Abstossung gefunden, aber auch von ihm wurde der Zusammenhang mit den Kombinationsgruppen nicht festgestellt.

Bei den bisexuellen Arten hat man auch schon öfters Abstossung beobachtet. Von Vandendries (1923, I und 1925, I) wurde sie bei *Panaeolus campanulatus* und *Coprinus radians*, von Brunswik (1924) bei *Coprinus Friesii* und *ephemerus* festgestellt, aber nur in O-Kombinationen (Bei diesen Arten gibt es ja nur O-Kombinationen und A-Kombinationen, welche letztere mit den AB-Komb. der quadrisexuellen Arten zu vergleichen sind). Die Abstossung dieser bisexuellen Arten ist also nicht direkt mit der der quadrisexuellen Arten vergleichbar.

Hemmungserscheinungen, ähnlich wie ich sie gefunden habe, waren bis jetzt, soviel ich weiss, unbekannt.

Allgemeiner sind die Angaben über die Habitusunterschiede (Wachstumsunterschiede mit einbegriffen) zwischen diploidem und haploidem Myzel, oder nach meiner Bezeichnung zwischen O- und AB-Kombinationen (A-Komb. bei bisexuellen Arten). Ich beschränke mich auf einige Angaben:

Coprinus comatus (Brunswik, 1924) und weitere Arten dieser Gattung, welche aber nicht angeführt werden. Seite 44 sagt Brunswik nämlich: „sodass sich bei *C. comatus* wohl am leichtesten Primär- und Schnallenmyzel mit freiem Auge in einem bestimmten Stadium unterscheiden lassen".

Pholiota mutabilis (Harder, 1927). *Coprinus ephemerus* (Sass, 1929).

Auf die Wichtigkeit der Tatsache, dass es möglich ist schon äusserlich beide Myzelarten auseinander zu kennen, werde ich hier nicht weiter eingehen. Nur will ich darauf hinweisen, dass dieser makroskopische Unterschied ein gleich wichtiges Merkmal wie die Schnallenbildung ist. Ja, es hat sich selbst gezeigt, dass das Merkmal des diploiden Habitus in vielen Fällen dem der Schnallenbildung vorzuziehen ist. Weiteres hierüber im Abschnitt V.

§ 8. *Unterschiede in der Neigung zur Fruchtkörperbildung.*

Ausser den Habitusunterschieden habe ich auch noch Unterschiede gefunden in der Neigung Fruchtkörper zu bilden. Die O- und A-Kombinationen der Rasse AaBb, auf der üblichen Weise in Röhrchen mit Mist ausgeführt, zeigten keine oder sehr geringe Fruchtkörperbildung. Die B-Kombinationen bildeten ziemlich oft haploide Fruchtkörper. Tabelle 1 zeigt die Fruchtkörperbildung der gegenseitigen Kombinationen der Myzelien 1—24. ⊕ bedeutet

diploide Fruchtkörper, ⊖ bedeutet haploide Fruchtkörper. Fruchtkörperanlagen sind fortgelassen. Zahlenmässig ausgedrückt bekommt man das folgende: (Tabelle 8).

TABELLE 8.

Kombinationsgruppe	Zahl der Kombinationen	Zahl der Komb. mit Fruchtkörper	Idem in %
O	59	0	0
A	70	1 (hapl.)	1,4
B	69	26 (hapl.)	38
AB	71	10 (dipl.)	14

Uebersicht über die Fruchtkörperbildung der Komb. der Myzelien 1—24. Erklärung im Text. (Vgl. Tab. 1).

Wie man sieht, haben die + Kombinationen nur wenige Fruchtkörper gebildet. Vielleicht rührt das daher, dass die mittlere Temperatur sehr niedrig war, ± 13°. Allerdings habe ich die Temperatur nicht genau bestimmt, aber die Schätzung auf ± 13° ist eher zu hoch als zu niedrig, weil die Kultur genau in der Kälteperiode des Jahres 1929 stattfand. In späteren Versuchen war der Prozentsatz der fruktifizierenden diploiden Kombinationen viel höher und fast immer 100 %. Man kann also sagen, dass die AB-Kombinationen unter günstigen Bedingungen immer fruktifizieren. Anders ist es mit den B-Kombinationen. Die haploide Fruktifikation dieser Kombinationen ist recht launisch; aber doch ist immer festzustellen dass die B-Kombinationen eine grössere Neigung dazu haben als die O- und A-Kombinationen. Welche Faktoren die Bildung beeinflussen, ist nicht untersucht worden. Es kommen Temperatur, Feuchtigkeit und Lichtmenge in Betracht.

Einen nicht gut gelungenen Versuch stellt Tabelle 2 dar. Zahlenmässig fruktifizierten 20 % der O-Komb., 9 % der

A-Komb. und 40 % der B-Komb. Die AB-Komb. fruktifizierten in 100 %.

Um den Zusammenhang zwischen haploider Fruktifikation und B-Kombination näher festzustellen, wählte ich von jeder Geschlechtsgruppe ein Myzel, nämlich 1, 6, 11 und 20, und stellte die sechs gegenseitigen Kombinationen viermal in Röhrchen mit Mist her. Jede der vier OO-Kombinationen wurde einmal gemacht. Die Kulturen standen 5 Tage im Dunkeln bei 25°, danach stellte ich zweimal sechs Kulturen samt zwei OO-Kombinationen (also 14 Kulturen) im Laboratoriumzimmer auf, und die übrigen vierzehn im Thermostaten, der mit einer Glaswand versehen war. Die mittlere Zimmertemperatur war 17,5° mit einer mittleren Tagesschwankung von 7,6°. Die Temperatur des Thermostaten war ± 25°. Die Resultate der beiden Versuchsserien waren gleich, so dass ich sie in der folgenden Tabelle zusammenfassen kann.

TABELLE 9.

Kombinationsgruppe	Zahl der Kombinationen	Zahl der Komb. mit Fruchtkörper	Idem in %
O	4	0	0
A	8	0	0
B	8	8 (hapl.)	100
AB	8	8 (dipl.)	100

Der Zusammenhang zwischen Kombinationsgruppe und Fruchtkörperbildung. Erklärung im Text.

Tafel 3, Fig. 1 ist die Photographie einer Serie von sechs Kombinationen (also 2 AB-, 2 A- und 2 B-Kombinationen), die vier Tage bei 25° gestanden hat. Man sieht, dass die beiden AB-Komb. üppiger wachsen, und dass die zwei B-Komb. ein Abstossungskreuz gebildet haben.

Die Habitusunterschiede sind aber in Röhren immer nur mangelhaft zu erkennen. Tafel 3, Fig. 2 gibt dieselben Kulturen nach fünfzehn Tagen bei 25° wieder. Die AB-Komb. 1 × 20 fruktifizierte nach 9 und 13 Tagen, die AB-Komb. 6 × 11 nach 12 Tagen. Die A-Komb. hatten nach 41 Tagen noch nicht fruktifiziert. Die B-Komb. 1 × 6 fruktifizierte nach 15 Tagen [1]) und die B-Komb. 11 × 20 erst nach 20 Tagen.

Weitere Versuche habe ich nicht angestellt. Doch ist es auch aus den Versuchen des folgenden Abschnittes ersichtlich, dass die B-Kombinationen immer in grösseren Mengen fruktifizieren.

ABSCHNITT IV.

Die haploiden Fruchtkörper.

§ 1. *Die Merkmale der haploiden Fruchtkörper.*

War im vorigen Abschnitt nur von der Neigung Fruchtkörper zu bilden, die Rede, so werden wir in diesem Abschnitt besonders auf die haploiden Fruchtkörper selbst eingehen. Haploide Fruchtkörper sind schon von vielen Forschern beschrieben worden.

Vandendries (1923) findet, dass die haploiden Fruchtkörper morphologisch nur etwas verschieden sind von den diploiden.

Zattler (1924) findet sehr bestimmte Unterschiede bei *Collybia velutipes*. Schon durch rein äusserliche Beobachtungen sind die haploiden Fruchtkörper von den diploiden zu unterscheiden.

Durch Brunswik (1924) sind mehrere Arten bekannt geworden die haploid fruktifizieren. Er hat nicht besonders die Aufmerksamkeit auf die Unterscheidung der beiden Fruchtkörpertypen gelenkt, aber doch ist es aus seinen

[1]) Die Aufnahme zeigt diese Komb. nach 15 Tagen. Der Hut entwickelte sich nicht weiter, hatte aber keimfähige Sporen gebildet.

Angaben ersichtlich, dass eine Unterscheidung auf rein morphologische Gründe möglich ist. [1])

Hanna (1928) beschreibt die Unterschiede zwischen beiden Fruchtkörperformen bei *Coprinus lagopus* ausführlich. Meine Erfahrungen bei *Coprinus fimetarius* schliessen sich den oben genannten Beobachtungen an. Die haploiden Fruchtkörper sind äusserlich von den diploiden zu unterscheiden. Die wichtigsten Merkmale der haploiden Fruchtkörper im Vergleich mit den diploiden seien hier erwähnt:

1. Die ganze Entwicklung ist verzögert worden.
   - *a.* Die Fruchtkörper werden später gebildet.
   - *b.* Die Entwicklung von Anlage bis zum reifen Hut dauert länger.
   - *c.* Die Streckung, das Aufspannen und das Zerfliesen des Hutes ist verzögert worden.
2. Die Entwicklung ist in mehreren Beziehungen gehemmt.
   - *a.* Viele Anlagen vertrocknen, während gleich alte Anlagen von diploiden Fruchtkörpern sich gut und völlig entwicklen.
   - *b.* Die Streckung ist oft ganz oder teilweise unterdrückt worden, ebenso das Aufspannen und das Zerfliessen.
   - *c.* Die Sporen werden in weit geringerem Masze gebildet, doch habe ich keine Fruchtkörper ohne Sporen gefunden. Durch die geringere Sporenbildung sind die Fruchtkörper hell bis dunkelbraun, während die diploiden Fruchtkörper schwarz sind.
3. Die Lamellen sind kürzer und dicker.
4. Das Streuen der Sporen wurde nur in vereinzelten Fällen beobachtet.

[1]) Nur bei einigen schnallenlosen Arten verwendet er die Fruchtkörperbildung zum Unterschied des haploiden und des diploiden Myzels.

Die Verzögerung der Entwicklung ist aus Tabelle 10 ersichtlich. Zudem ist die rhythmische Entwicklung der diploiden Fruchtkörper und der Einfluss der Temperatur zu beobachten. Es wurden die schon im Abschnitt III S. 114 beschriebenen Kulturen verwendet. Ich hatte also 4 AB-Kulturen bei 25° und 4 bei 17,5° und daneben 4 B-Kulturen bei 25° und 4 bei 17,5°. Die übrigen Kombinationen sind fortgelassen, weil sie nicht fruktifizierten.

TABELLE 10.

Diploide Fruchtkörperbildung (AB–Komb.)

	25°							17,5°				
Komb.	I	II	III	IV	V	IV	Komb.	I	II	III	IV
1×20	9	13	17	23	31		1×20	14	20	27	
1×20	11	16	20	24	29	35	1×20	14	24	30	36
6×11	12	17	22	28			6×11	16	24	30	
6×11	10	15	21	26	32		6×11	13	20	28	35

Haploide Fruchtkörperbildung (B–Komb.)

	25°				17,5°		
Komb.	I	II	III	Komb.	I	II
1×6	15			1×6	37–41	
1×6	20	28	34	1×6	37–41	
11×20	20			11×20	22	30
11×20	25			11×20	21	34

I, II usw. bezeichnet Fruchtkörpergeneration I, II usw. Die understehenden Zahlen bezeichnen die Fruchtkörperbildung in Tagen nach Impfung. Kulturen 5 Tage im Dunkeln bei 25°, danach im Licht. Versuch nach 36 Tagen abgebrochen. Die zwei B-Kulturen, die noch nicht fruktifiziert hatten, bis zum 41. Tag beobachtet. Weiteres im Text.

Es soll hier nachdrücklich darauf hingewiesen werden, dass die Fruchtkörper der O-, A- und B-Kombinationen äusserlich einander völlig gleich sind.

§ 2. *Die Nachkommenschaft der haploiden Fruchtkörper.*

Im vorhergehenden ist der Beweis für die haploide Natur der Fruchtkörper noch nicht gegeben worden. Zwei Gründe sprechen aber schon dafür:

1. Die Fruchtkörper entstanden in Kulturen, die völlig schnallenlos waren.

2. Die oben genannten Merkmale stehen im guten Einklang mit den Beobachtungen anderer Forscher über haploide Fruchtkörper.

Da ich aber selbst anfänglich an der haploiden Natur der B-Fruchtkörper zweifelte, wollte ich einen exakteren Beweis bringen. Dafür stehen zwei Wege offen:

1. Ein zytologischer Nachweis. Die jungen Basidien der haploiden Fruchtkörper müssen einkernig sein, während die jungen Basidien der diploiden Fruchtkörper zwei Kerne haben müssen, die später zu einem diploiden Kerne verschmelzen.

2. Die Prüfung der 4 Sporen einer Basidie. Die haploiden Fruchtkörper bilden auf einer Basidie nur einen Sporentypus aus, während die diploiden Fruchtkörper auf einer Basidie zwei oder vier Sporentypen hervorbringen.

In der Literatur findet man noch andere Kriterien für die haploiden Fruchtkörper; Zattler (1924) gibt davon eine Zusammenstellung und erwähnt dazu vier Kriterien, von denen ich schon eins (den zytologischen Nachweis) oben nannte.

Die drei Uebrigen sollen hier zitiert werden:

1. muss das Myzel, aus dem ein haploider Fruchtkörper hervorgegangen ist, sowie das Gewebe des Fruchtkörpers selbst schnallenlos sein.

2. müssen die Einspormyzelien, die aus einem haploiden Fruchtkörper gewonnen werden, alle den gleichen Geschlechtstyp repräsentieren und zwar den des Elternmyzels.

3. Daraus folgt, dass auch in Vielsporkulturen, die von einem haploiden Fruchtkörper stammen, keine Schnallen-

bildung eintritt. Dies ist zugleich auch für die praktische Untersuchung das am besten zu verwendende Kriterium.

Bei meiner Untersuchung der B-Fruchtkörper ging ich anfänglich von dem unter 3 genannten Kriterium, also von Vielsporkulturen, aus. Von den aus den Kombinationen der Tabelle 1 entstandenen Fruchtkörpern wurden 9 B-Fruchtkörper und der einzige A-Fruchtkörper für Viel-

TABELLE 11.

Vielsporkulturen aus den Fruchtkörpern der Kombinat. der Tab. 1.		Schnallenbildung. Kult. auf Agar	Schnallenbildung. Kult. auf Mist	Fruchtkörperbildung der Mistkult.	Schnallenbildung in Komb. mit den Testmyzelien.			
					× 1 (AB)	× 6 (Ab)	× 11 (aB)	× 20 (ab)
AB × Ab	17 × 3	−	−	F	−	−	+	+
	id.		−	n				
	22 × 3	±	−	n	±	−	+	+
aB × ab	11 × 15	(+), ±	±	n	+	±, +	(+)	±.
	11 × 20	±	−	F	+	+	−	−
	id.		±	F				
	12 × 7	±	(+)	F	+	+	±	(+)
	id.		±	F				
	12 × 13	−	−	n	+	+	−	−
	23 × 15	(+)	−	F	+	+	−	−
	23 × 20	−	−	F	+	+	−	−
	id.		−	n				
	24 × 20	−	−	F	+	+	−	−
	id.	(+)	±	F				
Ab × ab	20 × 21	−	−	n	+	−	+	−

— Keine Schnallen, (+) Schnallen sehr selten und nur an wenigen Hyphen, ± Schnallen wenig bis ziemlich zahlreich, + Schnallen zahlreich (an den meisten Zellwänden). F haploide Fruchtkörper, n keine Fruchtkörper. Fruchtkörperkulturen bis 41 Tage beobachtet.

sporkulturen verwendet. Nachdem die Myzelien 5—6 Tage alt waren, wurden sie auf Schnallen untersucht. Später wurden die Vielspormyzelien mit den 4 Testmyzelien kombiniert und diese Kombinationen auf Schnallen untersucht. Auch wurden die Myzelien auf Mist übergeimpft um die Fruchtkörperbildung nach zu prüfen. Tabelle 11 gibt die Resultate.

Aus dieser Tabelle ist zu schliessen:

1. Die Vielspormyzelien sind nur teilweise schnallenlos, teilweise bilden sie mehr oder weniger Schnallen. Die Schnallenbildung ist, so weit es die Zahl der Schnallen anbelangt, niemals normal.

2. Wiewohl die Vielspormyzelien Schnallen zeigen, werden nur haploide Fruchtkörper gebildet.

3. Die Vielspormyzelien bilden mit zwei Testmyzelien normal Schnallen, woraus zu schliessen ist, dass die Fruchtkörper Sporen von zwei Geschlechtstypen bilden. Die zwei Geschlechtstypen repräsentieren die Geschlechtsgruppen der Myzelien, aus welchen die Fruchtkörper entstanden sind, sozusagen die der Elternmyzelien.

Letzteres ist noch besser aus dem folgenden Versuche ersichtlich. Von zwei Fruchtkörpern der Kombination 11 × 20 (aB × ab) isolierte ich vom ersten 14 Sporen und vom zweiten 16 Sporen. Die Sporen des ersten Hutes (I) hatten schon einige Tage im Selbstverdauungssaft des Hutes gelegen, und keimten schlecht. Ich bekam nur 1 Einspormyzel.

Die Sporen des zweiten Hutes (II) wurden am selben Tage des Zerfliessens isoliert, und hiervon keimten 11 Sporen, von denen ich 9 Einspormyzelien bekam, weil ein Keimmyzel im Jugendzustand zu Grunde ging, und ich ein zweites beim Ueberimpfen verlor. Ich hatte also insgesamt 10 Einspormyzelien, die alle den typischen haploiden Habitus zeigten. Die 10 haploiden Myzelien wurden nun mit den 4 Testmyzelien 1, 6, 11 und 20 in Röhrchen mit

Mist kombiniert. Die Kombinationen wurden auf Schnallen, Habitus und Fruchtkörperbildung untersucht (Tabelle 12).

TABELLE 12.

Einspor-myzel.	Schnallenbildung ×1 (AB)	×6 (Ab)	×11 (aB)	×20 (ab)	Habitus ×1	×6	×11	×20	Fruchtkörperbildung ×1	×6	×11	×20	Geschlechtsgruppe
I. 1	+	−	±	−	&	:	×	=	FF	n	F	F[1])	ab
II. 2	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	F	ab
3	−	+	−	−	:	&	=	×	n	FF	n	F	aB
4	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	F	ab
5	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	n	ab
6	−	+	−	−	;	&	=	×	n	FF	n	F	aB
7	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	n	ab
8	−	+	−	−	:	&	=	×	n	FF	n	F	aB
9	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	n	ab
10	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	F	ab
Vielspor-myzel.	+	+	−	−									aB × ab

+ Schnallen, — keine Schnallen. = Normaler hapl. Habitus, × Abstoszung, : Hemmung, & diploider Habitus. FF diploide Fruchtkörper, F haploide Frucht körper, n keine Fruchtkörper. Fruchtkörperbildung bis zum 39. Tage beobachtet. Weiteres im Text.

Wie man sieht, stimmen die Resultate mit denen des vorigen Versuches insoweit überein, dass Sporen von zwei Geschlechtstypen gebildet werden. Es zeigte sich nur eine Unregelmässigkeit in der Kombination I. 1 × 11. Die Schnallen bildeten sich erst am 5ten Tage in der Mitte des Kreuzes. Die Aufmerksamkeit wurde darauf durch die Bildung eines weissen Flecks hingelenkt. Die Kultur fruktifizierte nur haploid. Diese Unregelmässigkeit

[1]) Der Fruchtkörper bildete ab-Sporen, es war also ein O-Fruchtkörper.

soll im folgenden Abschnitte weiter beschrieben und gedeutet werden.

Wiewohl die Resultate auf die Möglichkeit von haploiden Fruchtkörpern deuten, die aus zwei Arten von Hyphen aufgebaut sind, und die also Sporen von zwei Geschlechtstypen bilden werden, ist doch auch noch eine andere Deutung möglich. Es ist an und für sich denkbar, dass ein diploides Myzel mit mangelhafter Schnallenbildung (illegitimer Kopulation halber) entsteht. Wie wir uns die weitere Entwicklung auch denken, (mit oder ohne Karyogamie), immer werden Sporen von zwei Geschlechtstypen, denen der Eltern entstehen. Eine Entscheidung, ob in diesem Falle echte Haploidie vorliegt, oder abnorme Diploidie, ist nur möglich durch die Untersuchung der Nachkommenschaft einer Basidie.

Die Sporen einer Basidie eines haploiden Fruchtkörpers (auch eines A- oder B-Fruchtkörpers) müssen alle demselben Geschlechtstypus angehören, während eine Basidie eines abnormen diploiden Fruchtkörpers zwei Arten von Sporen bilden müsste. Die Isolierung der vier Sporen einer Basidie ist nicht so leicht, weil ich die indirekte Methode („Cover-glass-contact-method" von Newton) nicht zur Anwendung bringen konnte, denn dazu sind die Lamellen zu kurz, und ist die Sporenzahl zu gering. Ich entnahm also die Sporen direkt den Basidien.

Von dem B-Fruchtkörper 1 × 6 konnte ich die vier Sporen einer Basidie isolieren. Die Kulturen zeigten einen ausgeprägten haploiden Habitus. Die Myzelien wurden mit den Testmyzelien kombiniert und auf Schnallen, Habitus und Fruchtkörperbildung untersucht. Es zeigte sich, dass die vier Sporen einem Geschlechtstypus angehörten, wie aus Tabelle 13 ersichtlich ist. Eine zugleich angefertigte Vielsporkultur zeigt die Bildung von Sporen zweier Geschlechtsgruppen.

In einem späteren Versuch gelang es mir die Sporen

von drei nebeneinander liegenden Basidien zu isolieren (um so überdies zu einer Entscheidung über die Verteilungsweise der beiden Geschlechtsgruppen) zu kommen. Leider keimten die Sporen vielleicht der Unreife wegen, nicht.

TABELLE 13.

Einsporpyzelien	Schnallenbildung ×1 (AB)	×6 (Ab)	×11 (aB)	×20 (ab)	Habitus ×1	×6	×11	×20	Fruchtkörperbildung ×1	×6	×11	×20	Geschlechtsgruppe
1, a	−	−	+		×	=	&		n	n	FF		Ab
b	−	−	+	−	×?	=	&	=, :	n	n	FF	n	Ab
c	−	−	+	−	×	=, :	&	:	F	n	FF	n	Ab
d	−	−	+	−	×	=	&	:	F	n	FF	F[1])	Ab
Vielsporpyzel.	±	±	+	+									AB und Ab

Die 4 Sporen einer Basidie eines B-Fruchtkörpers AB × Ab, mit den Testmyzelien kombiniert. Fruchtkörperbildung bis zum 31. Tage beobachtet. Zeichenerklärung wie bei Tab. 12.

§ 3. *Diskussion der Ergebnisse.*

So habe ich nur in einem einzigen Falle den exakten Nachweis gebracht, dass wir mit haploiden Fruchtkörpern zu tun haben. Zusammen mit den Beobachtungen, dass die Fruchtkörper der O-, A- und B-Kombinationen äusserlich nicht zu unterscheiden sind, und dasz die morphologischen Merkmale grösstenteils mit den Angaben anderer Forscher über haploide Fruchtkörper stimmen, ist aber doch wohl der Schluss, dass wir es hier mit haploiden Fruchtkörpern zu tun haben gerechtigt. Als Besonderheit haben wir es bei den A- und B-Kombinationen damit zu tun, dass jeder Fruchtkörper aus zwei Hyphenarten gebildet worden ist und also auch zwei Arten von Basidien und Sporen bildet. Jede Basidie bildet aber nur Sporen

[1]) Der Fruchtkörper, bildete Ab- und ab-Sporen, es war also ein A-Fruchtkörper.

einer Geschlechtsgruppe. Wir können diese besonderen haploiden Fruchtkörper als eine Art Chimären auffassen. Wie die beiden Hyphenarten im Fruchtkörper verteilt sind, konnte leider nicht festgestellt werden.

Nach diesen Erörterungen ist es wohl deutlich, dass allein die zwei auf S. 118 genannten Kriterien den absoluten Beweis für die haploide Natur liefern können. (also 1. zytologischer Nachweis, 2. Prüfung der vier Sporen einer Basidie).

Die drie nach Zattler zitierten Kriterien (S. 118) sind nicht ohne weiteres stichhaltig. Es hat sich nämlich erwiesen, dass:

1. das Myzel, aus dem ein haploider Fruchtkörper hervor gegangen ist, *nicht* schnallenlos zu sein braucht.
2. Die Einspormyzelien, die aus einem haploiden Fruchtkörper gewonnen werden, *nicht* alle den gleichen Geschlechtstyp zu repräsentièren brauchen.
3. Es hat sich gezeigt, dass auch in Vielsporkulturen, die von einem haploiden Fruchtkörper stammen, Schnallenbildung eintreten kann. Für die praktische Untersuchung braucht also eine Vielsporkultur kein gut zu verwendendes Kriterium zu sein.

Auf die Möglichkeit der Chimärenbildung bei *Hymenomyzeten* ist schon von Zattler (1924) und von Kniep (1928) hingewiesen worden, aber bisher hatte man sie noch nicht herstellen können.

Bei *Phoma apiicola* hat Goossens (1928) neuerdings wahrscheinlich gemacht, dass man hier auch eine Art Chimären herstellen kann. Lässt er zwei verschiedene Lokalrassen, die Maastrichter Makro-Form und die Venloër Mikro-Form gegeneinander zu wachsen, so bekommt er auf der Verwachsungslinie Pycniden (von ihm Conjunctpycniden genannt), welche zwei Pycnosporenarten bilden, nähmlich Makro-Pycniden der Maastrichter Rasse und Mikro-Pycniden der Venloër Rasse. Da es sich bei der

Pycnidenbildung sehr wahrscheinlich nicht um einen Geschlechtsprozess handelt, kann er seinen Befund nicht anders als durch die Annahme einer Chimärenbildung erklären. Er sagt darüber: „Een conjunctpycnide zou in dit geval te beschouwen zijn als een vruchtlichaam, dat ontstaan is uit dooreengestrengelde hyphen, die tot twee verschillende zwamindividuen behooren".

ABSCHNITT V.

Die abnormen Kopulationen.

§ 1. *Die Ergebnisse früherer Versuche.*

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich schon beiläufig auf das Vorkommen abnormer Kopulationen hingewiesen. Unter abnormen Kopulationen verstehe ich Kopulationen (Schnallenbildung) in Fällen, wo wir diese dem Kombinationsschema gemäss nicht erwarten sollten. Es war notwendig, die scharfe Grenze zwischen Schnallenbildung (+) und keine Schnallenbildung (−) fallen zu lassen. Ich fand oft Zwischenstufen in der Zahl der Schnallen, die ich mit $\underline{(+)}$ und $\pm$ angedeutet habe. $\underline{(+)}$ bezeichnet, dass ich nur einige Hyphen mit sehr wenigen Schnallen fand, $\pm$, dass wenig bis ziemlich viele Schnallen, +, dass zahlreiche Schnallen (an den meisten Zellwänden) [1]) da waren. Ich selber bin von der Subjektivität dieser Abstufung durchdrungen, jedoch genügt sie, um die Unregelmässigkeiten damit anzudeuten.

Die ersten Unregelmässigkeiten traten in den Kombinationen der schon öfters erwähnten Myzelien 1—24 auf. Die Anomalien waren schwer aufzufinden. Ich bekam immer den Eindruck, dass es nur ein grosser Zufall ist, wenn man eine $\underline{(+)}$ findet. Vielleicht wäre es nach sehr

[1]) Zur Untersuchung gelangen kleine Stückchen des Luftmyzels. Die Stückchen wurden in Wasser ausgebreitet und so vollständig wie möglich unter dem Mikroskope durchmustert.

langem Suchen möglich gewesen, in den meisten, vielleicht in allen Kombinationen einige Schnallen (+) aufzufinden. Auch kann man aus den Tabellen schliessen, wie genau ich die Myzelien auf Schnallen prüfte. Die Kombinationen der Tabelle 2 z.B. sind nicht so genau auf Unregelmässigkeiten durchmustert. Das Resultat war daher, dass es nur einen (+) Fall gab. Verschiedentlich wurden Myzelstückchen, in welchen sich die Abweichung gezeigt hatte, auf Agar übergeimpft. Trotz des genauen Nachsehens wurden in diesen Kulturen keine Schnallen gefunden.

Weiteren Unregelmässigkeiten begegnete ich in den Vielsporkulturen der B- und A-Fruchtkörper. (Tab. 11). Von den 26 Kulturen auf Agar und Mist zehn verschiedener Kombinationen bildeten 11 mehr oder weniger Schnallen, ± oder (+). Die Schnallenbildung war im Mittel viel stärker als im vorigen Falle, und in den meisten Fällen verhältnismässig leicht zu konstatieren. Als ich diese Vielsporkulturen anstellte, hatte ich die Habitusunterschiede noch nicht so weit untersucht, und daher nicht besonders beobachtet. Ebenso wenig habe ich darauf geachtet, die Myzelstückchen, die auf Schnallen untersucht wurden, entweder der Mitte oder dem Rande zu entnehmen. Wie ich im folgenden Versuche zeigen werde, ist dieser Umstand sehr wichtig. Die Kulturen bildeten keine diploiden Fruchtkörper.

§ 2. *Die Zweisporkulturen.*

Der Fund oben beschriebener Unregelmässigkeiten gab Anlass zu den zwei folgenden Fragen:

1. Ist es möglich in jeder beliebigen Kombination Schnallen zu erzeugen?

2. Können die abnormen Kopulationen zur diploiden Fruchtkörperbildung führen?

Um diese Fragen zu beantworten, schien es mir wichtig die Kombinationen mit sehr jungen Myzelien durchzu-

führen. Der Umstand, dass die Vielsporkulturen soviele abnormen Kopulationen aufgewiesen hatten,[1]) und dass Brunswik mit sehr jungen Myzelien eine grössere Zahl von Durchbrechungskopulationen bekam als mit einen Monat alten Myzelien, brachte mich auf den Gedanken, Zweisporkulturen herzustellen. Die Kombination findet dann vor der Keimung statt (also so früh wie möglich) und zugleich haben wir nicht den Nachteil, von vielen, zum Teile vielleicht mutierten Sporen auszugehen.

Für die Herstellung der Zweisporkulturen hätte ich nun von diploiden Fruchtkörpern ausgehen können. Bei willkürlicher Kombination der Sporen darf man dann 25 % O-, 25 % A-, 25 % B- und 25 % AB-Kombinationen erwarten. Etwaige Durchbrechungen (eventuell mit diploider Fruchtkörperbildung) würden dann, wenn nicht eine sehr grosse Beobachtungszahl vorliegt, leicht in den zugleich auftretenden AB-Kombinationen verloren gehen.

Bei willkürlicher Kombination der Sporen der B-Fruchtkörper darf man nun nur O- und B-Kombinationen erwarten (von jeder Gruppe 50 %). Da es hier also keine normal schnallenbildende Kombinationen gibt, werden etwaige Schnallenbildungen der O- oder B-Kombinationen leicht zu erfassen sein.

Von dem B-Fruchtkörper 11 × 20 (aB × ab) isolierte ich 9 Zweisporkulturen. Die Sporen wurden in feuchten Kammern zur Keimung gebracht, sodass ich diese kontrollieren konnte. Von 6 Kulturen keimten beide Sporen (C 1—6), von den 3 übrigen nur eine (H 1—3). Zwei Tage nach der Keimung wurden die jungen Myzelien auf Agar in Röhrchen übergeimpft. Sechs Tage nach der Isolierung zeigte sich das folgende: drei C Kulturen (C 1, 2 und 4) bildeten ganz normales Myzel. Sie waren den drei gleich

[1]) Die Vielsporkulturen der B-Fruchtkörper sind als B-Kombinationen, die vor der Keimung hergestellt sind, aufzufassen.

alten Einsporkulturen (H 1—3) vollkommen ähnlich. Die drei anderen (C 3, 5 und 6) wuchsen grössenteils wie normale haploide Myzelien, bildeten aber stellenweise ein dichteres und dadurch weisseres Luftmyzel. Diese weisseren Stellen traten auf zwei Weisen auf. Bei C 3 zeigte sich am fünften Tage in der Mitte eine kleine weisse Stelle, die sich im Laufe der folgenden Tage langsam ausbreitete. Die Ausbreitung dieses Fleckes fand mit einer Geschwindigkeit statt, die ungefähr einhalb bis zweidrittel des Wachstums des normalen Randes betrug. Bei C 5 und C 6 traten

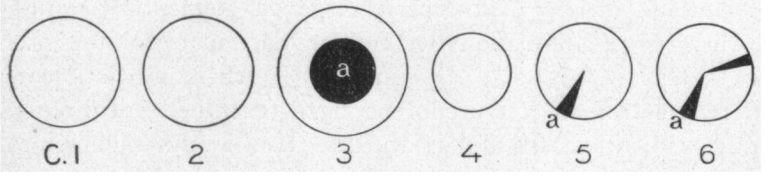


Fig. 5. Die Zweisporkulturen nach sechs Tagen, schematisch dargestellt. Die schnallenbildenden Teile sind schwarz gemacht.

die weissen Flecken in der Form von Sektoren auf, die sich auch nach und nach ausbreiteten und ungefähr gleich rasch wie der Rand wuchsen, (Fig. 5). Nach zehn Tagen war die anfänglich scharfe Begrenzung der Sektoren etwas verwischt worden. Am selben Tage wurden die Ueberimpfungen und Kombinationen vorgenommen, sodass ich die Kulturen nicht weiter beobachten konnte. Die Untersuchung auf Schnallen ergab folgendes: die Ein- und normalen Zweisporkulturen (C 1, 2 und 4) waren völlig Schnallenlos, ebenso die normalen Teile der Zweisporkulturen C 3, 5 und 6. Die weissen Partien dieser letzteren Kulturen zeigten aber mehr oder weniger Schnallen (±). Aus den weiteren Versuchen mit diesen C Myzelien ergab sich nun:

1. Dass die Zweisporkulturen C 1, 2 und 4 nur mit *einem* der vier Testmyzelien normale Schnallen, diploiden Habitus und diploide Fruchtkörper bildeten, C 3, 5 und 6

TABELLE 14.

	Kulturen auf Agar		Kulturen auf Mist		Schnallenbildung				Habitus				Fruchtkörperbildung			
	Schnallen	Habitus	Schnallen	Fruchtk.	× 28 (AB)	× 30 (Ab)	× 33 (aB)	× 32 (ab)	× 28	× 30	× 33	× 32	× 28	× 30	× 33	× 32
H 1	−	=	−	n												
2	−	=	−	F	+	−	−	−	&	:	×	=	FF	n	F	n
3	−	=	−	n												
C 1	−	=	−	n	−	+	−	−	:, =	&	=, :	×	n	FF	n	n
2	−	=	−	n	−	+	−	−	:	&	=	×	n	FF	F	n
4	−	=	−	n	−	+	−	−	:	&	=	×	n	FF	F	F
3	−	=	−	n												
5	−	=	−	n												
6	−	=	−	n												
3a	±		±	n	+	+	±	±	&	&	=	=, &	FF	FF	n	n
5a	±		±	n	+	+	−	−	&	&	=	=	FF	FF	F	F
6a	±		±	n	+	+	−	±	&	&	=	:, =	FF	FF	F	n

Ein- und Zweisporkulturen (H bzw. C). Die mit a angedeuteten Kulturen bezeichnen die abnormen Teile der bezüglichen Zweisporkulturen. Zeichenerklärung wie in den vorigen Tabellen. Der Habitus der a-Kulturen kam weder mit dem haploiden, noch mit dem diploiden Habitus überein und wurde daher nicht verzeichnet.

aber mit *zwei* der Testmyzelien; dass also C 1, 2 und 4 O-, und C 3, 5 und 6 B-Kombinationen darstellten.

2. dass die ± Teile der C 3, 5 und 6 Kulturen nicht zur diploiden Fruchtkörperbildung schritten.

3. dass Ueberimpfungen der normalen Teilen der C 3, 5 und 6 Kulturen wiederum normale Myzelien lieferten, und dass Ueberimpfungen der anormalen Teile dieser Kulturen anfangs normal (schnallenlos) auswuchsen, nach einigen Tagen aber in der Mitte die Anomalie ± zeigten. Tabelle 14 gibt eine Zusammenfassung der Resultate. Da die Kombinationen in Röhrchen mit Mist stattfanden, sind die Resultate der Habitusuntersuchung nicht so überzeugend wie sie hätten sein sollen.

Leider konnte ich die Versuche mit Zweisporkulturen nicht weiter durchführen. Als ich weitere Versuche anstellen wollte, hatte ich keine keimfähigen Sporen zur Verfügung, [1]) und später hatte ich keine Zeit mehr dafür.

Bevor ich auf die Deutung der Resultate eingehe, will ich noch über einige spontane abnorme Kopulationen berichten. Da die Resultate aber im wesentlichen nicht von den oben genannten Ergebnissen verschieden sind, kann ich darüber kurz sein.

In der Kultur I. 1 × 11 (siehe Tabelle 12), also einer B-Kombination, die anfangs ein deutliches Abstossungskreuz gebildet hatte, fand ich fünf Tage nach dem Impfen in der Mitte des Kreuzes einen weissen Fleck, in welchem ziemlich zahlreiche Schnallen zu finden waren. Die Kombination fruktifizierte nur haploid. Ueberimpfungen von Stückchen der Mitte bildeten anfangs normales haploides Myzel, nach einigen Tagen trat in der Mitte

[1]) Weil die haploiden Fruchtkörper ihre Sporen nicht ausstreuen, konnte ich die Sporen nur in der im Abschnitt II beschriebener Weise aufbewahren, also zusammen mit Teilen des Hutes und des Selbstverdauungssaftes. Die Keimfähigkeit wurde dadurch bald herabgesetzt.

wiederum ein weisses Fleckchen auf. Von dieser zweiten Kultur, die auch nur haploid fruktifizierte, wurde abermals eine neue Kultur angelegt, indem ein Teil des abnormen Myzels übergeimpft wurde. Auch diese Kultur bildete nach einigen Tagen in der Mitte anormales Myzel mit Schnallen. Diese Kultur brachte es nicht weiter als zu Fruchtkörperanlagen.

Noch zweimal zeigte sich dieselbe Anomalie und zwar in B-Kulturen. Beide traten in derselben Weise wie die vorher beschriebenen in der Mitte des Abstossungskreuzes auf. Von einer (einer aB × ab) impfte ich dreimal vom Rand und dreimal von der Mitte der Kultur ab. Die drei dem Rande entnommenen Kulturen waren normal, die drei anderen zeigten nach einigen Tagen in der Mitte der Kultur die Anomalie. Der Fruchtkörperbildung wurde nicht nachgegangen. Von der zweiten (AB × Ab) machte ich in derselben Weise drei Randkulturen, und drei Mitte-Kulturen. Sie zeigten dasselbe, wie die vorigen Kulturen. Ausserdem machte ich 5 Fruchtkörperkulturen von der Mitte und 2 von dem Rande. Wiewohl ich die Kulturen zwei Monate lang beobachtete, brachten sie es nicht weiter als zu vertrocknenden Fruchtkörperanlagen.

Jetzt will ich, soweit es aus den obigen Versuchen möglich ist, die anfangs gestellten Fragen beantworten (S. 126).

1. Es hat sich gezeigt, dass nicht jede Kombination zur Schnallenbildung zu bringen ist. Die O-Kombinationen zeigten immerhin in Zweisporkulturen keine Anomalien. A-Kombinationen sind nicht untersucht worden. Hinsichtlich der B-Kombinationen liegt die Sache anders. Wiewohl die Versuchszahlen sehr gering sind, ist doch wohl einzusehen, dass die B-Kombinationen ziemlich leicht Schnallen bilden. Aus den Versuchen mit den Zweisporkulturen ist sogar zu schliessen, dass wir viele dieser Kulturen, ja vielleicht wohl alle, zur Schnallen-

bildung bringen können. Wenigstens hat es sich gezeigt, dass wir die Anomalie einigermassen in der Hand haben.

2. Die zweite Frage is endgültiger zu beantworten. Niemals bildeten die abnormen Myzelien diploide Fruchtkörper. Auch konnte ich niemals bei den abnormen Myzelien einen diploiden Habitus feststellen.

§ 3. *Deutung der Ergebnisse.*

Wie ist die abnorme Schnallenbildung nun zu erklären? Wir wollen dieselbe Annahme machen, von der Brunswik (1924) und Kniep (1928) ausgehen, nämlich, dass die Faktoren eines Allelomorphenpaares als quantitativ verschiedene Grössen aufzufassen sind. Wenn wir uns zum Faktor A und seinen Allelomorphen beschränken, so können wir uns die Grösse der verschiedenen Allelomorphen durch Zahlen vorgestellt denken, z.B. A durch 60, a durch 70, A′ durch 86 und a′ durch 92.

Um eine normale Kopulation hervorzubringen, müssen die zwei in Betracht kommenden Faktoren verschieden sein, und zwar um eine bestimmte Grösse, sagen wir eine Strecke von 5 Einheiten. In dem Beispiele kann also A mit a und A′ mit a′ kopulieren, aber auch A mit A′ und a′ usw.

In einer B-Kombination, z.B. AB × Ab, kann keine Kopulation eintreten, denn es gibt dabei zwei gleiche A-Faktoren. Sollten nun in einem Teil der Kombination doch Schnallen auftreten, die zu einem normalen diploiden Myzel führten, so müsste man in diesem Teil eine Abänderung der A-Faktoren annehmen, welche die Strecke 5 überschreitet. Einer der A-Faktoren ist z.B. von 60 bis 54 abgeändert worden, und dadurch ist Kopulation möglich geworden. Eine derartige Abänderung nennen wir Mutation und solche sind von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden (z.B. Kniep 1923, und Zattler, 1924).

Es ist wohl deutlich, dass wir bei den von mir auf-

gefundenen abnormen Schnallenbildungen mit etwas anderem zu tun haben, denn hier bekommt man kein normales diploides Myzel. Es sind nun zwei Deutungen möglich:

1. In den Kombinationen, die abnorme Schnallenbildung aufweisen, sind die Faktoren ungeändert geblieben. Die abnorme Schnallenbildung wäre dann als eine Eigenschaft der betreffenden Kombinationen aufzufassen. Jede B-Kombination würde dann in einem bestimmten Stadium oder unter bestimmten Bedingungen imstande sein mehr oder weniger Schnallen zu bilden. Den Satz, dass Gleiches nicht mit Gleichem kopuliert, müsste man dann fallen lassen und könnte ihn durch den Satz: Gleiches bildet mit Gleichem kein normales diploides Myzel und keine normalen diploiden Fruchtkörper, ersetzen.

2. Die zweite Deutungsmöglichkeit beruht auf der Annahme einer kleinen Aenderung einiger oder aller A-Faktoren (z.B. von höchstens zwei Einheiten). Der A-Faktor müsste dann also zwischen 58 und 62 schwanken können. Kombinationen von 58 × 62 würden dann ziemlich starke Kopulation zeigen ohne aber zum normalen diploiden Myzel vorzuschreiten (dafür ist die Strecke von 4 Einheiten zu klein). Andere Kombinationen wie z.B. 59 × 59 dürften aber absolut keine Kopulation zeigen und 60 × 61 z.B. eine sehr geringe Kopulation. Wir müssten also alle Zwischenstufen zwischen keiner Kopulation und ziemlich starker Kopulation finden. Der Umstand, dass die drei von mir untersuchten Zweisporkulturen die anormale Schnallenbildung in ungefähr gleicher Stärke zeigten, spricht gegen diese Deutung, aber natürlich dürfen wir aus so wenigen Fällen keinen endgültigen Schluss ziehen. Wenn wir auf dem Standpunkte stehen, dass wir jede Grössenänderung der Faktoren als eine Mutation zu betrachten haben, so müssen wir hier auch von Mutationen

sprechen. Bis weitere Versuchen hierüber angestellt worden sind, ist eine Entscheidung nicht möglich.

Diese zwei Deutungen sind auch schon von anderen Forschern vertreten worden, sei es auch in einer etwas anderen Form. Brunswik deutet die Durchbrechungskopulationen bei *C. picaceus* (die auch, aber viel seltener, bei *C. fimetarius* auftreten), durch die Annahme, dass entweder der eine oder der andere der beiden Faktoren sich als unwirksam oder zu schwach erweist. Er nimmt also keine Aenderung der Faktoren an. Kniep steht auf dem anderen Standpunkt und macht sogar die Annahme, dass die Grösse der Faktoren „bei jedem Individuum gewissen Schwankungen um eine mittlere Lage unterliegt, ferner dass diese mittlere Lage bei den einzelnen Individuen, (eventuell vorübergehend) verschieden sein kann". Wie Kniep sich die Schwankungen vorstellt, wird nicht erörtert. Wenn er sie aber als Mutationen auffasst, so müsste man annehmen dass jedes Individuum vorübergehend Mutationen aufweisen könnte.

Ich will in dieser Frage keine Stellung nehmen, weil wir meines Erachtens viel zu wenig über die Art der Faktoren wissen. Vielleicht würde es möglich sein diese Sache in folgender Weise aufzuklären:

1. durch eine Untersuchung einer grossen Zahl von Zweisporkulturen. Würden z.B. alle B-Zweisporkulturen abnorme Schnallenbildung zeigen in ungefähr gleicher Stärke, so wäre das eine Stütze für die Konstanz der Faktoren. Würden wir alle Zwischenstufen zwischen Schnallenlosigkeit und einer mehr oder weniger zahlreichen Schnallenbildung finden, so wäre diese Tatsache besser durch eine Inkonstanz der Faktoren zu erklären.

2. durch geeignete Selektion von Myzelien, welche die grösseren Schwankungen aufweisen. Mit einem Beispiele werde ich dieses erläutern. In einer AB × Ab Kombination haben wir geringe Schnallenbildung festgestellt. Um

diese zu erklären nehmen wir nun an, dass der ursprüngliche A-Faktor (Grösse 60) in dem einen Myzel die Schwankung nach 59 durchgemacht hat, in dem anderen Myzel nach 61. Den A-Faktor werde ich nun im weiteren durch seinen Grössen-Wert, die anderen Faktoren aber mit ihren Buchstaben andeuten. Wir haben also in der 59 B × 61 b-Kombination geringe Schnallenbildung gefunden. Ein Fruchtkörper aus einer Komb. 59 B × ab gibt dann, wenn die 59 wiederum Schwankungen unterliegt eine Nachkommenschaft, in welcher wir für einen Teil 58 B und 58 b Myzelien erwarten können; in den Nachkommen der 61 b × aB-Komb. dürfen wir zum Teile 62 b und 62 B Myzelien erwarten. Diese Myzelien würden daran zu erkennen sein, dass sie in den gegenseitigen Kombinationen (58 B × 62 b oder 58 b × 62 B) eine viel stärkere Schnallenbildung zeigen würden. So weiter gehend müssten wir in der folgenden Generation schon Myzelien auffinden, die gegenseitig normal Schnallen bilden und zur diploiden Fruchtkörperbildung vorschreiten würden, z.B. 57 B × 63 b.

Durch eine geignete Selektion müsste es also möglich sein, die Inkonstanz der Faktoren nachzuweisen. Weiter will ich auf die Konstanz [1]) oder Inkonstanz der Faktoren nicht eingehen.

§ 4. *Die Schnallenbildung als Kriterium für das diploide Myzel.*

Die Resultate des § 2 waren: es gibt schnallenbildende Myzelien, die *kein* normal diploides Myzel und *keine*

[1]) Natürlich ist diese Konstanz insoweit keine absolute, dass es jedenfalls auch Mutationen gibt, die die Strecke von 6 Einheiten mit einem Sprung abgelegt haben. Zattler und Kniep haben das Vorkommen solcher Mutationen bei verschieden Pilzen nachgewiesen. Die Mutationsmyzelien zeichnen sich dadurch aus, dass sie nicht mit einer, sondern mit zwei Geschlechtsgruppen normale Schnallen bilden.

diploiden Fruchtkörper bilden. Als Kriterium für das diploide Myzel hat die Schnallenbildung also viel an Wert verloren und die Wichtigkeit dieses Merkmales ist in der Literatur oft zu hoch angeschlagen worden. Genau genommen hat man zur Feststellung der Sexualreaktionen fast immer nur dieses Merkmal verwendet.

Ursprünglich benutzte Bensaude (1918) als Kriterium die Fähigkeit der Fruchtkörperbildung. Nachdem aber Kniep (1922) nachgewiesen hatte, dass auch haploide Myzelien Fruchtkörper bilden können, wurde die Fruchtkörperbildung als Merkmal verworfen und man verwandte als einziges Merkmal die Schnallenbildung. Nur Brunswik (1924) musste bei der Untersuchung schnallenloser *Coprinusarten* einen anderen Weg gehen und hat wieder das von Kniep verworfene Merkmal der Fruchtkörperbildung herangezogen. Er hatte nähmlich schon den Unterschied zwischen haploiden und diploiden Fruchtkörpern gefunden und benutzte nun die diploide Fruchtkörperbildung als Kriterium für die Diploidie.

Nun ist die Schnallenbildung sehr gut zu verwenden, solange wir keine Abweichungen finden. So sind die Sexualreaktionen der Myzelien 1—24 aus Tabelle 1. mit Hilfe der Schnallenbildung allein schon festzustellen. Aber sobald wir mit Schnallenbildungen zu tun haben, die in Kombinationen auftreten, in denen man keine Schnallenbildung erwarten sollte, müssen wir uns vorsehen und den Wert des Merkmales nicht zu hoch anschlagen. In diesem Falle soll man erst die diesbezügliche Kombination auf Habitus und auf Fruchtkörperbildung untersuchen. Da man das aber in der Literatur niemals gemacht hat, sind Folgerungen in vielen Fällen meines Erachtens noch nicht zulässig.

So mache ich Bedenken gegen die Auffassung von Vandendries, der in seinen Arbeiten jede Schnallenbildung in ursprünglich haploiden Myzelien als Mutation betrachtet. Wiewohl die Möglichkeit derartiger Mutationen

nicht ausgeschlossen ist, hat Vandendries den Beweis dafür noch nicht gebracht. Auch ist es meines Erachtens nicht recht, dass er von einer „réaction positive" spricht und diese auch mit + bezeichnet, wenn die diesbezügliche Kombination nur sehr wenige Schnallen bildet. In seiner Arbeit über *C. micaceus* (1927) S. 42 bezeichnet er z.B. die Komb. $4_2 \times$ Di III_8 mit +, während er von dieser sagt: $4_2 \times$ Di III_8 n'a fourni qu'un hyphe à anses.

Noch anderen derartigen Fällen bin ich begegnet. Eine Untersuchung der Habitusunterschiede und der Fruchtkörperbildung könnte hier Aufklärung bringen.

Das Auftreten von Schnallen in anfangs haploiden schnallenlosen Myzelien hat Vandendries (1924 und 1925) auch bei den bisexuellen *C. radians* und Newton (1926) bei *C. Rostrupianus* nachgewiesen. Aber auch hier fehlen die Beweise für echte Diploidie. In nur sehr wenigen Fällen sind derartige Uebergänge von dem haploiden zu dem diploiden Stadium näher untersucht worden. Hanna (1925) findet bei *C. lagopus* (= *fimetarius*) drei solche Uebergänge, von denen er eine auf die Nachkommenschaft untersucht hat. Das Auftreten von vier Geschlechtsgruppen deutet auf eine Aenderung eines Teiles des ursprünglichen Myzels, also auf eine Mutation. Auch Kniep (1920) hat bei *Schizophyllum commune* solche Uebergänge gefunden. Zwei Einspormyzelien zeigten nach etwa einjähriger Kultur Schnallen. Die Nachkommenschaft von einer der beiden Kulturen ergab, dass man auch hier mit einer Mutation zu machen hat.

Die von mir aufgefundenen abnormen Kopulationen sind mit den Durchbrechungskopulationen, die von Brunswik (1924) bei *C. picaceus* nachgewiesen worden sind, zu vergleichen und können auch als Durchbrechungskopulationen bezeichnet werden. Nachdrücklich will ich hier hervorheben, dass ich mit dem Gebrauche des Wortes Durchbrechungskopulationen keine Ent-

scheidung über Konstanz oder Inkonstanz der Faktoren treffen möchte.

Auch Heldmaier (1929) hat unter bestimmten Bedingungen (Giftwirkung und Temperatur) Schnallenbildung beobachtet, in Fällen, wo wir diese nicht erwarten sollten. Diese Schnallenbildung ist bald schwächer, bald stärker, sodass Heldmaier ebenso wie ich Zwischenstufen zwischen + und — aufgestellt hat. Ueber diese Schnallenbildungen sagt sie: „Nach all den geschilderten Beobachtungen kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die aufgetretenen sexuellen Anomalien keinesfalls als Mutationen anzusehen sind". Sie nennt diese Anomalien daher Modifikationen (betrachtet also die Faktoren als konstant). Auf S. 209 u. f. sagt sie aber: „Kopulationen zwischen Stämmen mit einem gemeinsamen Faktor treten nun, wie die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, in erhöhtem Masz nach Kultur unter anormalen Bedingungen (Gift, extreme Temperatur) auf. Wir müssen also annehmen, dass diese auf die Faktoren einen änderenden Einfluss ausüben, und zwar können sie deren Wirkung steigern oder abschwächen". Und weiter: „Erreicht die Differenz zwischen zwei gestörten B-Faktoren nicht ganz den richtigen Wert, so treten eben die Kopulationserscheinungen in schwächerem Grad auf als normal. Ist nur ein Teil der Kerne im Myzel gestört, infolge der unvermeidlicherweise recht ungleichen Aussenbedingungen im Reagenzglas, so werden lokal Schnallen auftreten".

Heldmaier nimmt also doch Schwankungen in den Faktoren an, wiewohl sie an verschiedenen Stellen nachdrücklich sagt, dass die sexuellen Anomalien keine Mutationen, sondern Modifikationen sind. Meines Erachtens ist die Frage, entweder Mutation oder Modifikation, noch nicht gelöst, und so ist es besser den Ausdruck Modifikation nicht zu verwenden und durch Durchbrechungskopulation zu ersetzen.

In Bezug auf die hier erörterten Anschauungen und die von mir gefundenen Tatsachen ist es interessant, hier auf das Referat von Bauch (1930), in dem er die neueste Arbeit von Hanna (1929) bespricht, hinzuweisen. In diesem Referate berichtet er auch über eigene Versuche. Er sagt nämlich: „Ref. hat für Ustilago longissima die Beweise in der Hand, dass die Grundvoraussetzung — Sexualreaktionen treten nur bei vollkommen heterozygoten Kombinationen auf — nicht zutrifft. Es gibt auch regelmässige Sexualreaktionen zwischen Haplonten, die in einem der beiden Faktoren übereinstimmen.[1]) Allerdings sehen diese Sexualreaktionen anders aus und verlaufen auch in anderer Weise". „Auch gewisse komplizierte Erscheinungen der Hymenomyzetensexualität, die sog. „Durchbrechungskopulationen" werden auf Grund dieser Befunde teilweise ihren problematischen Charakter verlieren. Ein weiteres Eingehen auf diese Anschauungsweise ist in dem kurzen Rahmen eines Referates naturgemäss nicht möglich. Diese Andeutungen sollen nur ungefähr die Richtung der neuen Befunde wiedergeben".

Leider sind die Untersuchungen von Bauch noch nicht veröffentlicht worden, sodass es unmöglich ist die verschiedenen Anschauungsweisen miteinander zu vergleichen. (Siehe Nachschrift S. 141.)

Zusammenfassung.

1. Zwei Myzelien ohne gleiche Faktoren (O-Komb.) wachsen wie das haploide Myzel (OO-Komb.) selbst. Selten ist eine schwache Abstossung zu bemerken. Unter den durchgeführten Versuchsbedingungen besteht geringe Neigung zur haploiden Fruchtkörperbildung.

2. Zwei Myzelien mit ungleichen A-Faktoren (A-Komb.)

[1]) Sperrung von Bauch.

hemmen einander. Bildung eines Mischmyzels. Geringe Neigung zur haploiden Fruchtkörperbildung.

3. Zwei Myzelien mit ungleichen B-Faktoren (B-Komb.) stossen einander ab. Es bildet sich kein Mischmyzel, solange der Nährboden keine Schranke setzt. Die Neigung zur haploiden Fruchtkörperbildung ist gesteigert.

4. Zwei Myzelien mit ungleichen A- und B-Faktoren (AB-Komb.) bilden zusammen ein diploides Myzel, das durch Habitus und Wachstumsgeschwindigkeit von dem haploiden Myzel zu unterscheiden ist. Regelmässige diploide Fruchtkörperbildung bei Temperaturen von 17—25°.

5. Die haploiden und diploiden Fruchtkörper sind schon äusserlich von einander zu unterscheiden.

6. Die Fruchtkörper der A- und B-Kombinationen bilden Sporen zweier Geschlechtsgruppen und zwar diejenige der Eltern.

7. Diese Fruchtkörper (6) sind als haploid zu bezeichnen und als eine Art haploide Chimären aufzufassen.

8. In Viel- und Zweisporkulturen, die Myzelien mit *einem* gemeinsamen Faktor enthalten, trat öfters abnorme Schnallenbildung ein. Diese schnallenbildenden Myzelien zeigten nie normalen diploiden Habitus und bildeten niemals diploide Fruchtkörper. Eine Entscheidung der Frage, wie diese Schnallenbildung zustande kommt, ist noch nicht möglich.

Am Ende dieser Arbeit sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, meinen herzlichsten Dank für sein stetiges Interesse und seine lehrreiche Kritik auszusprechen.

NACHSCHRIFT.

Während der Korrektur dieser Arbeit erschienen die obengenannten Untersuchungen von Bach (Ueber multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima*. Archiv f. Protistenk. 70 : 417, 1930). Es ist nicht mehr möglich eine ausführliche Uebersicht davon zu geben. Nur will ich auf die grosse Uebereinstimmung zwischen den „Wirrcopulationen" bei *Ustilago* und den von mir an Zweisporkulturen gefundenen anormalen Kopulationen hinweisen.

Auf S. 131 habe ich schon die Vermutung ausgesprochen, dass es vielleicht möglich wäre alle B-Kombinationen zu abnormer Schnallenbildung zu bringen. Aus den wenigen von mir untersuchten Zweisporkulturen durfte dieser Schluss aber nicht gezogen werden. Wenn wir nun unsere abnormen Schnallenbildungen mit den „Wirrcopulationen" bei *Ustilago*, die in sämtlichen B-Kombinationen auftreten, vergleichen, so fällt die Gleichheit der Erscheinungen sofort auf. Und so scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass auch sämtliche B-Zweisporkulturen abnorme Schnallenbildung zeigen werden. Von den zwei auf S. 132 und 133 genannten Deutungsmöglichkeiten würde dann die zweite fortfallen. Die abnorme Schnallenbildung wäre dann nicht durch Schwankungen in den Faktoren zu erklären, sondern, eben so wie die Abstossung, als eine Eigenschaft der B-Kombinationen aufzufassen.

Literaturverzeichnis.

Bauch, R. 1922. Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Ustilago violacea. Biolog. Zentralbl. 42 : 9.

——— 1926. Untersuchungen über zweisporige Hymenomyzeten. I Haploide Parthenogenesis bei Camarophyllus virgineus. Zeitschr. f. Bot. 18 : 337.

——— 1927. I. Untersuchungen über zweisporige Hymenomyzeten. II Kerndegeneration bei Clavaria-arten. Arch. f. Protistenkunde 58 : 285.

——— 1927. II. Rassenunterschiede und sekundäre Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand. Biol. Zentralbl. 47 : 370.

——— 1930. I. Bericht über die siebente Jahresversammlung in Tübingen Sept. 1929, S. 258. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererb. Lehre.

——— 1930. II. Besprechung von: Hanna, Studies in the Physiology and Cytology of Ustilago Zeae and Sorosporium Reilianum. Phytopathology 19 : 415. 1929. Zeitschr. f. Bot. 22 : 422.

Bensaude, M. 1918. Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité des Basidiomycètes. Thèse, Paris.

Brunswik, H. 1924. Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomyzetengattung Coprinus. Bot. Abhandl. 5.

Buller, A. H. R. 1924. Researches on Fungi. Vol. 3.

——— and Newton, D. E. 1927. The mating method of identification of a Coprinus growing on germinating seeds of mangel and sugar-beet. Ann. of Bot. 41 : 663.

Gilmore, K. A. 1926. Culture studies of Psilocybe coprophila. Bot. Gaz. 81 : 419.

Goossens, J. A. A. M. H. 1928. Onderzoek over door Phoma apiicola veroorzaakte schurftziekte van de knolselderyplant, Apium graveolens en over synergetische vormen en lokale rassen van deze zwam. Diss. Wageningen.

Hanna, W. F. 1925. The problem of sex in Coprinus lagopus. Ann. of Bot. 39 : 431.

——— 1928. Sexual stability in monosporous mycelia of Coprinus lagopus Ann. of Bot. 42 : 379.

——— 1929. Studies in the Physiology and Cytology of Ustilago Zeae and Sorosporium Reilianum. Phytopathology 19 : 415.

Harder, R. 1927. Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Uebertragung von Eigenschaften. Zeitschr. f. Bot. 19 : 336.

Hartmann, M. 1929. Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererb.wiss. 2 : Lief. 9.

Heldmaier, C. 1929. Ueber die Beeinflussbarkeit der Sexualität von Schizophyllum commune und Collybia velutipes. Zeitschr. f. Bot. 22 : 161.

Hirmer, M. 1920. Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten. Zeitschr. f. Bot. 12 : 657.

Kniep, H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyzeten I, II. Zeitschr. f. Bot. 5 : 593.

——— 1915. Idem. III. Zeitschr. f. Bot. 7 : 369.

——— 1916. Idem. IV. Zeitschr. f. Bot. 8 : 353.

——— 1917. Idem. V. Zeitschr. f. Bot. 9 : 81.

——— 1918. Ueber die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyzeten. Flora, N. F. 11 : 380.

——— 1920. Ueber morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verhandl. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg. 46 : 1.

——— 1922. Ueber Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verhandl. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg. 47 : 1.

Kniep, H. 1923. Ueber erbliche Aenderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. 30 : 268 und 31 : 169.

——— 1928. Die Sexualität der niederen Pflanzen.

——— 1929. Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliographia Genetica V : 371.

Lehfeldt, W. 1923. Ueber die Entstehung des Paarkernmyzels bei heterothallischen Basidiomyzeten. Hedwigia 64 : 13.

Mounce, I. 1921. Homothallism and the production of fruitbodies by monosporous mycelia in the genus Coprinus. Transact. Brit Myc. Soc. 7 : 198.

——— 1922. Homothallism and Heterothallism in the genus Coprinus. Transact. Brit. Myc. Soc. 7 : 256.

Newton, D. E. 1926. I. The bisexuality of individual strains of Coprinus Rostrupianus. Ann. of Bott. 40 : 105.

——— 1926. II. The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of Coprinus lagopus. Ann. of Bot. 40 : 891.

Oort, A. J. P. 1929. The sexuality of Coprinus fimetarius. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. 32 : 1355.

Sass, J. E. 1929. The cytological basis for homothallism and heterothallism in the Agaricaceae. Americ. Journ. of Bot. 16 : 663.

Schenck, E. 1919. Die Fruchtkörperbildung bei einigen Bolbitius- und Coprinus-Arten. Beiheft z. Bot. Zentralbl. 36 : 355.

Schouten, S. L. 1901. Reinkulturen uit een onder het mikroskoop geïsoleerde cel. Diss. Utrecht.

——— 1905. Reinkulturen aus einer unter dem Mikroskope isolierten Zelle. Zeitsch. f. wiss. u. f. mikr. Technik. 22 : 10.

——— 1910. Reinkulturen uit een onder het mikroskoop geïsoleerde cel. Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. A'dam. 19 : 721.

Schouten, S. L. 1926. Individueele behandeling van mikroörganismen. Nederl. Tijdschr. v. Hygiene, Microbiol. en Serol. 1 : 118.

Vandendries, R. 1923. I. Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Mém. Acad. Roy. Belg. 2e Série, 5 : 1.

——— 1923. II. Nouvelles recherches sur les Basidiomycètes. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 56 : 1.

——— 1924. I. Recherches expérimentales sur la bipolarité sexuelle des Basidiomycètes. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 57 : 75.

——— 1924. II. Contribution nouvelle à l'étude de la sexualité des Basidiomycètes. La Cellule, 35 : 129.

——— 1925. I. L'hétéro-homothallisme dans le genre Coprinus. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 57 : 137.

——— 1925. II. Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 58 : 28.

——— 1925. III. Recherches expérimentales prouvant la fixité du sexe dans Coprinus radians Desm. Bull. Soc. mycol. France. 41 : 358.

——— 1926. La tétrapolarité sexuelle des Coprins. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 58 : 180.

——— 1927. I. Les mutations sexuelles, l'hétéro-homothallisme et la stérilité entre races géographiques de Coprinus micaceus. Mém. Acad. Roy. Belg. 8°; 2e Série, 9 : 50.

——— 1927. II. Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de Coprinus micaceus. Mém. Acad. Roy. Belg. 4°, 2e Série, 9 : 128.

——— 1927. III. Le comportement sexuel du Coprin micacé dans ses rapports avec la dispersion de l'espèce. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 60 : 62.

——— 1928. A propos des mutations hétéro-homothalliques chez les champignons. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 61 : 75.

Vandendries, R. 1929. I. Comment résoudre le problème sexuel du Coprin micacé. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 61 : 123.

——— et Robijns, G. 1929. II. Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de Coprinus micaceus (IIe partie). Mém. Acad. Roy. Belg. 4°, 2e Série, 9 : 1.

——— 1929. III. Les relations entre souches étrangères expliquées par les aptitudes sexuelles des individus parthénogéniques chez Coprinus micaceus. Bull. Soc. mycol. France. 45 : 216.

Zattler, F. 1924. Vererbungsstudien an Hutpilzen (Basidiomyzeten). Zeitschr. f. Bot. 16 : 433.

Erklärung der Tafel.

Tafel IV.

Die gegenseitigen Kombinationen der Myzelien 1, 6, 11 und 20.

a.	Eine A-Komb.	AB × aB (1 × 11)
b.	„ AB „	AB × ab (1 × 20)
c.	„ B- „	aB × ab (11 × 20) [1]
d.	„ A- „	Ab × ab (6 × 20)
e.	„ AB- „	Ab × aB (6 × 11)
f.	„ B- „	AB × Ab (1 × 6)
g.	„ OO „	AB × AB (1 × 1)

Tafel V.

Fig. 1. Die gegenseitigen Kombinationen der Sporen a, b, c und d einer Basidie.

a.	Eine A-Komb.	AB × aB	Spore a × b
b.	„ AB- „	AB × ab	„ a × c
c.	„ B- „	AB × Ab	„ a × d
d.	„ B- „	aB × ab	„ b × c
e.	„ AB- „	aB × Ab	„ b × d
f.	„ A- „	ab × Ab	„ c × d
g.	„ B- „	AB × Ab	„ a × Testmyz. 25 [2]
h.	„ A- „	AB × aB	„ a × Testmyz. 33

Fig. 2. Die gegenseitigen Kombinationen der Sporen a, b und d einer anderen Basidie.

a.	Eine B-Komb.	aB × ab	Spore a × b
c.	„ A- „	aB × AB	„ a × d
e.	„ AB- „	ab × AB	„ b × d [3]
g.	„ AB- „	aB × Ab	„ a × Testmyz. 25
h	„ O- „	aB × aB	„ a × Testmyz. 33

[1]) Einer der Komponenten etwas verunreinigt.

[2]) „ „ „ ist vor längerer Zeit übergeimpft worden.

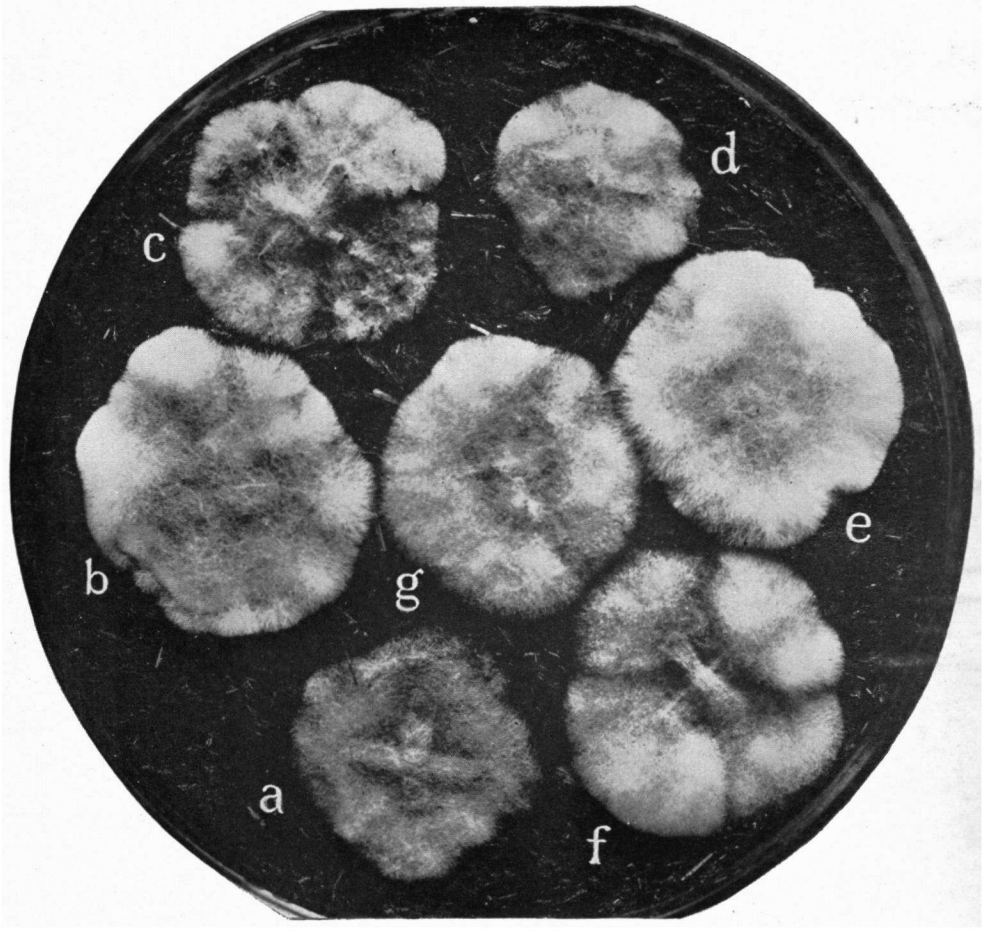
[3]) Ein wenig verunreinigt.

Tafel VI.

Fig. 1. Die gegenseitigen Kombinationen der Myzelien 1, 6, 11 und 20, in derselben Folge als in Fig. 2 dieser Tafel. Aufnahme nach vier Tagen bei 25°.

Fig. 2. Dieselben Kombinationen nach 15 Tagen bei 25° photographiert. Die zwei AB-Kombinationen (links) haben schon diploid fruktifiziert, während die zwei B-Kombinationen (rechts) junge haploide Fruchtkörper zeigen. Die zwei A-Kombinationen (mitten) hatten nach 41 Tagen noch nicht fruktifiziert.

TAFEL IV.



TAFEL V.

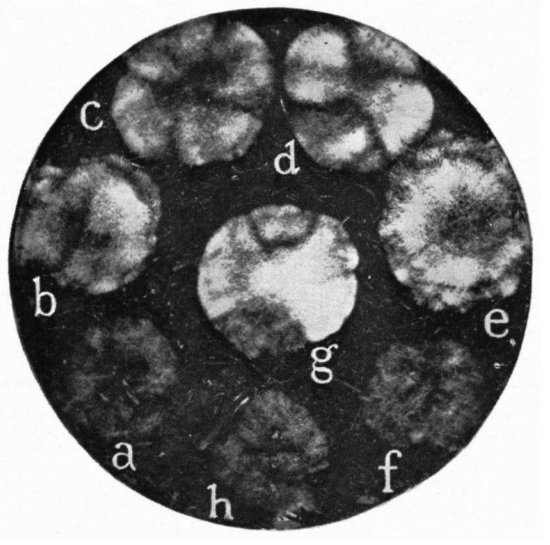


Fig. 1.

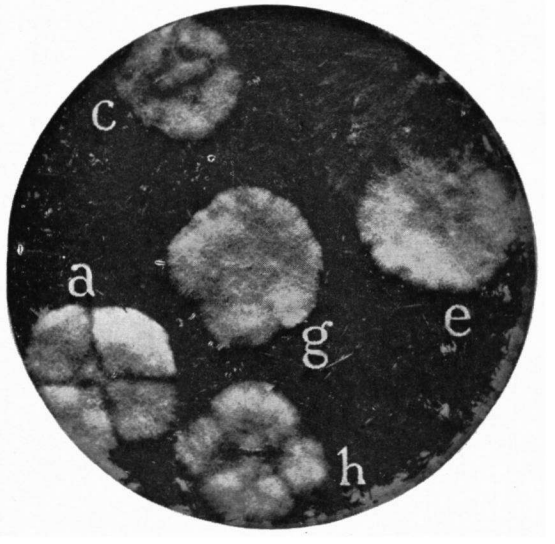


Fig. 2.

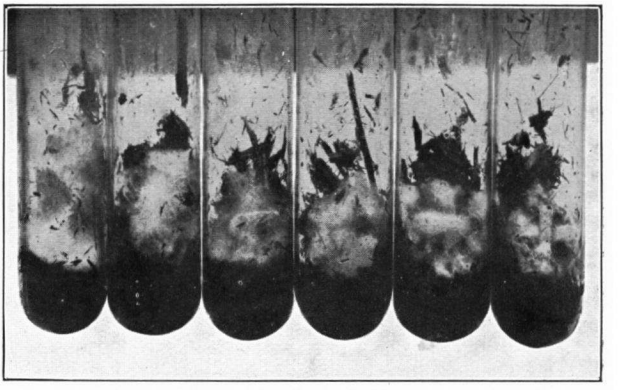


Fig. 1.

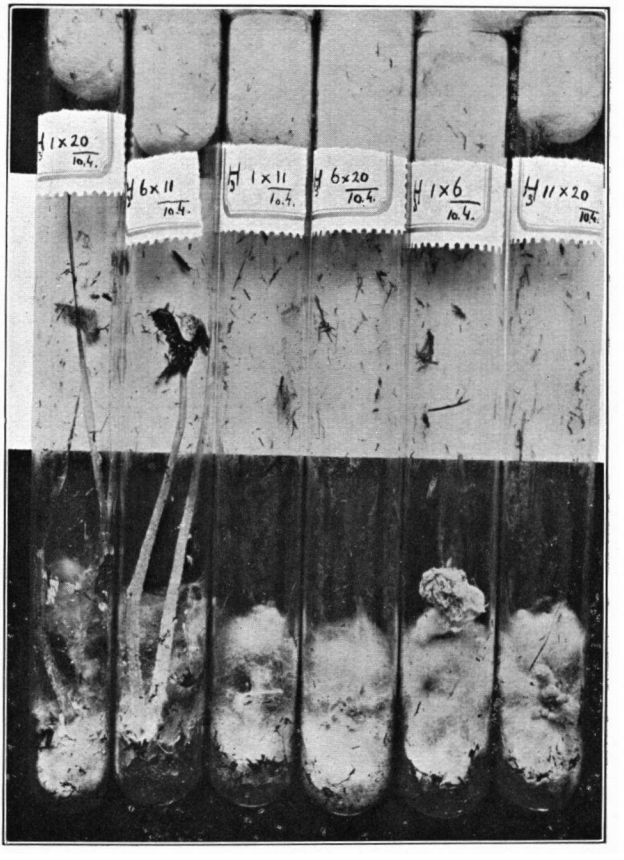


Fig. 2.